

ANNALES  
DE  
**PALÉONTOLOGIE**

FONDÉES PAR  
**MARCELLIN BOULE**  
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION  
DE

**JEAN PIVETEAU**

MEMBRE DE L'INSTITUT  
PROFESSEUR A LA SORBONNE

CINQUANTENAIRE  
DES  
ANNALES DE PALÉONTOLOGIE  
1906 — 1956

**PARIS**  
**MASSON ET C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS**  
120, Boulevard Saint-Germain, 120



CE RECUEIL EST PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS  
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

---

## TOME XLII

---

### SOMMAIRE DU TOME XLII

SECRÉTAIRE DE LA RÉDACTION

M<sup>lle</sup> R. CINTRACT

ASSISTANTE AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

---

Introduction, par Jean PIVETEAU.

Les sclérites d'alcyonaires fossiles éléments d'une classification, par Marthe DEFLANDRE-RIGAUD.

Contribution à l'étude des *Orophodontoidea*, Gravigrades cuirassés de la Patagonie, par Robert HOFFSTETTER.

Compléments à l'étude des genres *Ecrinesomus* et *Bobasatrania* de l'Éotrias de Madagascar, par J.-P. LEHMAN.

Objets et résultats de la Paléoneurologie, par Tilly EDINGER.

Moulages endocraniens naturels de Microchiroptères fossiles, par Colette DECHASEAUX.

L'encéphale de l'*Hadropithecus*, Lémurien subfossile de Madagascar, par Jean PIVETEAU.

Contribution à la connaissance de l'os temporal de *Scelidotherium* Owen, par C. GUTH.

Les affinités du genre *Tupaia* Raffles 1821, d'après les caractères morphologiques de la tête osseuse, par Roger SABAN.

---

MASSON et C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS, 120, boulevard Saint-Germain, Paris (6<sup>e</sup>).

---

## L'ÉVOLUTION DE LA LITHOSPHERE

### I. Pétrogénèse.

par

HENRI TERMIER

Professeur de Géologie  
à la Faculté des Sciences d'Alger

GENEVIÈVE TERMIER

Chargée de Recherches au C. N. R. S.  
Alger

Un volume de 654 pages, avec tableaux, 40 figures et cartes in texte, 50 planches et cartes hors texte..... Broché: 8 000 fr. Cartonné toilé: 8 800 fr.

Précédemment paru: Histoire géologique de la biosphère. 1952. Broché: 8 255 fr. Cartonné toilé: 8 830 fr.

Sous presse: L'évolution de la lithosphère. II. Orogénèse.

En préparation: L'évolution de la lithosphère. III. Glyptogénèse et sédimentation.

---



LES SCLÉRITES D'ALCYONAIRES FOSSILES.  
ÉLÉMENTS D'UNE CLASSIFICATION

PAR

Marthe DEFLANDRE-RIGAUD

PARIS

MASSON ET C<sup>te</sup>, ÉDITEURS

120, Boulevard Saint-Germain, 120





# LES SCLÉRITES D'ALCYONAIRES FOSSILES. ÉLÉMENTS D'UNE CLASSIFICATION

PAR

Marthe DEFLANDRE-RIGAUD (1)

---

Le domaine qui est abordé ici a été particulièrement négligé jusqu'à présent. En déterminer les raisons paraît assez difficile : reconnaître la véritable nature des sclérites d'Alcyonaires fossiles ne me semble point présenter de difficulté, et il faut alors peut-être accuser simplement leur absence (ou leur extrême rareté) dans bien des sédiments.

C'est tout justement leur abondance dans des matériaux du Miocène moyen d'Australie qui m'a conduit à m'intéresser à ce groupe de vestiges microscopiques, attirants par leur morphologie variée et leurs élégantes structures, et qui semblent mériter à plus d'un titre d'être pris en meilleure considération.

Rappelons d'abord que, dans son *Introduction à l'étude pétrographique des roches sédimentaires* (édition 1916 et réimpression de 1931), L. Cayeux affirmait que, « bien que formés de calcite, les spicules (sclérites) d'Alcyonaires sont très rares à l'état fossile », et il n'en représentait aucun, se contentant de figurer des sclérites d'Alcyonaires actuels.

En 1935, cet auteur, dans son volume sur les roches carbonatées, consacre un paragraphe à la description de calcaires à spicules d'Alcyonaires, description reposant sur deux notes publiées en 1921. Ces notes, qui ne sont pas prises en considération dans la réimpression de 1931 de l'*Introduction à l'étude des roches sédimentaires*, ne comportaient aucune figure. Le paragraphe de 1935 renvoie seulement à la Planche XXXVIII (et non XXVIII) de l'*Introduction*, dont la figure 1 reproduit quelques figures extraites du *Challenger Report*. La lecture attentive et la comparaison de ce paragraphe avec la première note de 1921 engendrent quelque perplexité. La seconde note de 1921, elle, est tout à fait

(1) Laboratoire de Micropaléontologie de l'École Pratique des Hautes Études, Paris.



péremptoire. En 1935 (comme en 1939, *Phosphates de chaux sédimentaires*, t. I), des signes d'hésitation apparaissent dans les textes de L. Cayeux. Un point important, à mes yeux, remet tout en question. Dans la note de 1921, on lit : « Les spicules d'Alcyonaires des minerais de fer jurassiques se résolvent en bâtonnets souvent grêles, cylindriques, fusiformes ou un peu irréguliers, droits, arqués ou flexueux, tous sont mono-axes et jamais branchus ou fourchus. La plupart sont lisses et (c'est moi qui souligne) *les autres hérissés de petits piquants, ou ornés de courtes épines*. De canal, il n'existe aucune trace. » En 1935, la description devient... « jamais branchus ou fourchus. La plupart sont lisses. De canal il n'existe aucune trace ». Ainsi, le caractère principal, *présence de piquants ou d'épines*, n'est plus mentionné. C'est précisément sur ce point que pourrait reposer l'orientation du diagnostic, vers les spicules d'Éponges ou vers les spicules d'Alcyonaires. Les spicules (ou sclérites) d'Alcyonaires sont *très rarement lisses*, en grande majorité ornementés. Les spicules d'Éponges sont en *grande majorité lisses* et les spicules fusiformes ornementés (de petits piquants ou nodules) sont plutôt rares.

A un certain moment, L. Cayeux déclare aussi : « A défaut de caractères tirés de la microstructure, on peut procéder par élimination en faisant intervenir la taille et la morphologie des matériaux. » Tout cela, je le répète, introduit un facteur de doute, qu'une bonne illustration aurait immédiatement levé. Je dois dire aussi que, pour prendre un exemple précis, je n'ai pas su reconnaître de traces d'Alcyonaires dans les lames minces de calcaire bajocien de Sainte-Honorine (Calvados), où L. Cayeux en a signalé. Il ne faut d'ailleurs pas oublier que les observations de cet auteur reposent exclusivement sur l'étude de lames minces.

En conclusion, je pense que les calcaires à spicules d'Alcyonaires de L. Cayeux, jamais figurés, demandent vérification. L'étonnante monotonie des formes qui sont sommairement décrites est un fait singulier. Il serait fort instructif de reprendre aujourd'hui l'étude des nombreuses lames minces de roches sédimentaires mésozoïques et cénozoïques qui ont été confectionnées pour L. Cayeux. Beaucoup, comme il l'a reconnu lui-même, n'ont fait l'objet que d'un examen cursif souvent axé sur un but particulier : la description pétrographique. Souhaitons que des conditions propices s'offrent à de futurs chercheurs pour que soit réalisée l'étude, d'un point de vue micropaléontologique, des collections laissées par L. Cayeux. Il est fort vraisemblable que des sclérites d'Alcyonaires, entre autres microfossiles, y seraient découverts.

Mise à part une figure donnée par M. F. Glaessner, dans ses *Principles of Micropaleontology*, sur laquelle je reviendrai, on ne trouve pas, à ma connaissance, d'autre représentation de sclérites d'Alcyonaires fossiles dans les traités ou manuels modernes.

Certains exemples de tels sclérites n'ont d'ailleurs pas été reconnus comme exactement classifiés par leurs auteurs. Ainsi, M. Lecompte (1952) a placé en *Incertæ Sedis*, dans les *Tabulata* (Madrépores), les formes viséennes du Maroc



présentées par H. et G. Termier (1945) comme Alcyonaires pourvus de leurs sclérites.

D'autre part, les *Cancellophycus* ont été admis par J. Alloiteau (1952) dans les *Pennatulidæ*, tenant compte des arguments convaincants accumulés par G. Lucas (1938). Mais les microstructures observées sont prudemment considérées comme paraissant identiques à des sclérites. Il ne semble pas que, jusqu'à présent, ces sclérites aient été observés isolés, ce qui eût permis de préciser leur exacte nature.

Ainsi, les données iconographiques sur les sclérites d'Alcyonaires fossiles se réduisent à ce qui a été vu par Poëta, en 1885, à qui M. F. Glaessner a emprunté la figure à laquelle j'ai fait allusion précédemment.

Au cours d'une conversation, lors de son passage à Paris en juillet 1955, M. F. Glaessner a bien voulu : 1<sup>o</sup> me confirmer qu'à sa connaissance aucune autre publication ne comportait de figure de sclérites d'Alcyonaires ; 2<sup>o</sup> m'indiquer que lui-même avait observé des sclérites fréquents dans certaines localités du Tertiaire de la Nouvelle-Guinée et qu'il avait également le souvenir d'en avoir vu dans le Crétacé de Bohême, ainsi que dans l'Oural. Ces observations originales sont inédites.

Que les sclérites d'Alcyonaires soient totalement inconnus des innombrables micropaléontologistes des compagnies pétrolières — attachés presque exclusivement à la recherche de Foraminifères — me paraît peu vraisemblable. Il est bien possible que ces sclérites aient figuré dans des rapports non publiés, voire même, à titre accessoire, dans des travaux consacrés nommément à des Foraminifères, et qui ont pu échapper aux bibliographes. En ce qui me concerne, je ne puis que constater l'absence de données sur ce sujet.

Cette carence doit-elle être considérée comme due au peu d'intérêt effectivement présenté par ces sclérites ? C'est peu probable, car, *a priori*, on ne peut décider que tel ou tel groupe de microfossiles présents dans un sédiment n'est pas susceptible d'apporter un enseignement d'ordre soit stratigraphique, soit écologique. Tout au contraire, il semble que d'une part l'absence, d'autre part la présence, et surtout l'abondance de sclérites d'Alcyonaires dans une roche offrent matière à réflexion sur sa genèse et sur le faciès qui est à son origine.

Il est bien évident que ce n'est pas *dès le début* d'une telle étude que peuvent être tirées des conclusions, ni même évoqués de probables enseignements. Il faut donc se résigner tout d'abord à accumuler des documents et à tenter de les présenter d'une façon pratique et utilisable. C'est à quoi tend le présent travail.

Il est inutile de faire ici le point de nos connaissances générales sur les Alcyonaires fossiles : on se reportera pour cela à l'excellente mise au point donnée par J. Alloiteau dans le *Traité de Paléontologie* dirigé par J. Piveteau (1952). Celle-ci nous apprend d'ailleurs que, hormis le cas des *Cancellophycus* déjà évoqué, les sclérites des genres d'Alcyonaires qui y sont énumérés sont vraisemblablement inconnus. Ceci n'est, bien entendu, pas de nature à faciliter l'éventuelle identi-



fication des sclérites d'Alcyonaires isolés, mêlés aux autres microfossiles dans les roches issues de vases marines consolidées.

Après avoir dépouillé un bon nombre de travaux sur les Alcyonaires actuels et leurs sclérites (voir liste bibliographique), je suis arrivée à la conviction que, sauf cas exceptionnels, il n'est pas possible d'attribuer des *sclérites isolés* à des espèces linnéennes, et même à des genres déjà connus. Bien que ce problème particulier ne se soit pas posé à lui, Valenciennes (1855), il y a un siècle, dans un texte dont je n'ai pris connaissance qu'après m'être formé l'opinion exprimée ci-dessus, tirait de ses études une même conclusion. Avant de décrire les concrétions ou corpuscules calcaires, auxquels il donnait plus loin le nom de *sclérites*, il les présentait comme « ayant chacun des formes déterminées pour chaque espèce, mais souvent très différentes d'une espèce à l'autre, et souvent aussi tout à fait semblables dans des espèces très disparates et appartenant à des genres distincts ».

Il est curieux qu'ayant pris connaissance de ce texte, et ayant même donné un aperçu, résumé dans un excellent français, des types de sclérites décrits par Valenciennes, Poëta, dans son travail de 1885, ait néanmoins attribué au genre *Nephthya* Savigny (1) les sclérites du Crétacé de Bohême, fort bien dessinés par lui.

Dans une note préliminaire (1955), j'ai brièvement exposé cette question qui se présente sous un aspect identique à celle que j'ai déjà eue à solutionner pour les sclérites d'Holothurides (voir 1952 et 1953). Notons en passant que la classification des vestiges microscopiques isolés d'Invertébrés constitue un problème analogue à celui qu'ont à résoudre les palynologistes pour les pollens et les spores, impossibles à attribuer à des végétaux fossiles déjà connus et décrits.

Le système de classification morphologique de Croneis, que j'ai adopté dès 1948 pour les Holothurides, aurait pu l'être également par les palynologistes et par l'ensemble des paléobotanistes. Les appellations de manipule (niveau hiérarchique du genre) et de centurie (niveau hiérarchique de l'espèce) conviendraient fort bien à des spores, à des pollens, à des bois, voire même à des tiges ou à des racines fossiles seulement connus par leurs coupes.

J'ai proposé (1955) de réunir dans un manipule, *Micralcyonarites* (2), l'ensemble des sclérites d'Alcyonaires fossiles rencontrés isolément dans les roches sédimentaires.

Je pense que l'identification des sclérites d'Alcyonaires (*sensu lato*) n'offre point de difficultés et qu'il est, en particulier, difficile de les confondre avec des spicules

(1) Roxas (1933) a discuté l'orthographe et la synonymie de ce genre, qui doit s'écrire *Nephthea* Savigny 1817 et a pour type *N. chabrolii* Savigny.

(2) Il doit être bien entendu que, pour les paléontologistes et les zoologistes qui s'inclinent devant les ukases de la Commission Internationale de la Nomenclature Zoologique ou qui adoptent sans discussion les interprétations tendancieuses de certaine école américaine, *Micralcyonarites* a la valeur d'un genre dont l'espèce type est *Micralcyonarites vulgaris*. Il en est de même pour *Neanthozoites*, genre dont le type est l'espèce *Neanthozoites elegans*.



ou microscières de Calcisponges ou même de Silicisponges secondairement calcifiés.

En règle générale, les *Micralcyonarites* ont une structure fibreuse caractéristique ; celle-ci peut toutefois n'être pas apparente, comme j'ai pu le constater même sur les sclérites de Gorgones actuelles. La fossilisation peut-elle accentuer ou masquer ce caractère fibreuse ? Je l'ignore présentement : dans le matériel miocène d'Australie coexistent des spécimens très fibreux et d'autres qui le sont beaucoup moins. Dans une forme lutétienne de Champagne, la structure de la calcite semble fort homogène. Je serais tentée de penser que la fossilisation peut éventuellement masquer complètement la structure fibreuse et qu'à ce moment la forme générale du sclérite peut seule décider de son attribution.

Étudiant les spicules fossiles des Éponges calcaires et des Éponges siliceuses (M. Deflandre-Rigaud, 1949), j'ai évoqué la présence d'un canal central comme élément de diagnostic. En ce qui concerne les sclérites d'Alcyonaires, je n'ai pas trouvé, dans les ouvrages que je cite, de remarques particulières concernant l'éventuelle présence d'un canal central. Cependant il en existe sûrement, puisque Poëta (*loc. cit.*, fig. 2) dessine des sclérites d'un *Spongodes* spec. avec un canal axial qu'il évoque dans son texte ; M. Studer (1894) marque aussi un canal dans des sclérites de *Nephthya columnaris* (Pl. VI, fig. 4), mais sans le mentionner.

Comme je suis loin d'avoir vu toutes les représentations de tous les sclérites des Alcyonaires actuels, je dois être prudente quant à la signification des sclérites à canal axial. Parmi les *Micralcyonarites* d'Australie, quelques spécimens semblent pourvus d'un canal central, ou tout au moins d'une différenciation axiale ayant l'apparence d'un canal. C'est le cas, par exemple, d'une forme rapportée à *M. cf. alloiteaui* (Pl. II, fig. 11 et 12). En outre, j'ai rassemblé une série de fragments, dont certains ont l'allure de sclérites, d'autres donnant plutôt l'impression de morceaux de tigelles ; tous possèdent une structure fibreuse accusée en même temps qu'un large canal axial. Jusqu'à plus ample informé, je laisse ces vestiges de côté, me contentant d'en signaler l'existence.

Des noms ont été déjà donnés, dans ma note préliminaire, à un certain nombre de centuries correspondant à des types morphologiques qui me semblent suffisamment différenciés les uns des autres. Valenciennes ne distinguait que cinq types de sclérites, que Poëta (*loc. cit.*, p. 8) énumère sous les noms de : 1) sclérites à têtes, 2) sclérites fusiformes, 3) sclérites en massue, 4) sclérites en chaussetrapes (1), 5) sclérites squamiformes, lesquels, sauf le premier, correspondent bien au texte de Valenciennes.

Ce sont là des types principaux, mais la diversité des sclérites est telle qu'on ne saurait les classer dans un si petit nombre de séries. Sans tomber dans un excès contraire, je crois que l'on peut, et que l'on doit, distinguer un bon nombre de centuries, en tenant compte : a) de la forme générale ; b) de la forme des orne-

(1) Je n'ai pas encore rencontré ce type en chausse-trape dans les sclérites fossiles.



ments, tubercules, épines, etc. ; c) de la disposition de ces ornements ; d) de la structure du sclérite et enfin e) de ses dimensions. L'aspect en lumière polarisée peut aussi entrer en ligne de compte. Comme l'indiquait justement L. Cayeux (*Introduction*, p. 414), entre les nicols croisés les sclérites se comportent de plusieurs manières. Certains « se parent des teintes de la calcite, particulièrement vives et pures ». C'est ce que j'ai également observé sur les sclérites fossiles et certains, comme *Micralcyonarites alloiteaui*, *M. fusticulus*, *M. fusunculus*, *M. laminosus*... sont particulièrement remarquables à cet égard, car ils sont vivement colorés. Ceux-là réalisent l'unité d'orientation optique et s'éteignent d'un seul coup. Toutes les microphotographies que je donne de ces types ont été faites dans la position la plus favorable, et l'on voit aisément sur les reproductions les lisérés concentriques correspondant aux diverses couleurs.

Dans d'autres cas, le comportement et l'aspect varient ; il y a peu de teintes colorées et elles se fondent : le sclérite s'éclaire en blanc plus ou moins pur. C'est le cas, souvent, des types fibreux. Parfois le corps même du sclérite s'éteint parallèlement à l'un des nicols, mais des appendices peuvent rester éclairés, ou bien, encore, l'extinction est incomplète, et il reste une sorte de mosaïque de taches colorées.

Dans le manipulateur *Micralcyonarites*, certaines centuries correspondent à des types que l'on peut qualifier de classiques, car ils existent, avec des variantes, dans beaucoup d'espèces actuelles. Mon matériel en contient souvent un bon nombre d'individus sinon semblables, tout au moins nettement apparentés et ayant appartenu vraisemblablement à une même espèce. D'autres, par contre, peuvent présenter une physionomie assez spéciale, motivant une distinction même si l'objet paraît rare au premier abord. C'est dire que, parmi les types que je décris ci-après, si deux ou trois peuvent n'être pas revus prochainement, la plupart seront, dans un bref délai, retrouvés et reconnus par les chercheurs qui s'intéresseront à ce nouveau domaine.

On remarquera que je me suis abstenue de créer dès maintenant des centuries destinées à recevoir des types (comme par exemple celui dit en chausse-trape), que je n'ai pas encore rencontrés dans mes matériaux, mais qui ne sauraient être absents dans les sédiments tertiaires ou secondaires. Il eût été possible, en effet, d'ériger un système de classement morphologique de toutes les formes de sclérites connues dans la faune des Alcyonaires actuels. J'ai repoussé cette méthode de travail, qui introduirait une forte dose d'abstraction dans le sujet : ce ne sont pas des types idéaux qu'il s'agit de distinguer, mais des types tangibles, représentés par des spécimens choisis. Toutes les formes nommées ici sont conservées et repérées dans des préparations de la collection du Laboratoire de Micropaléontologie, et les références données (BN 90, BX 9, BX 17), jointes à une documentation établie sur fiches, permettent de retrouver immédiatement les objets eux-mêmes dans cette collection.



\* \* \*

Avant de passer à la description des diverses centuries de *Micralcyonarites*, je crois utile de dire quelques mots de l'ensemble des microfossiles contenus dans la marne balcombienne, qui, à part deux exceptions (*M. gallicus* et *M. verticillatus*), m'a fourni la totalité des sclérites d'Alcyonaires énumérés dans le présent travail.

Le gisement en question est classique et il a fait déjà l'objet d'une étude apparemment approfondie de ses Foraminifères, commencée par Chapman dès 1907 et poursuivie par le même auteur avec deux collaborateurs (Chapman et Parr, 1926 ; Chapman, Parr et Collins, 1934). Il n'est évidemment pas question de recopier ici la liste des Foraminifères cités dans ces travaux. Récemment, G. Deflandre et I. C. Cookson (1955) ont étudié les microorganismes planctoniques conservés à l'état de matière organique et extraits de la marne par traitement à l'acide chlorhydrique et à l'acide fluorhydrique. Ils énumèrent les espèces suivantes :

**Dinoflagellés.** — *Gymnodinium australiense* Defl. et Cooks.

**Hystrichosphæridés.** — *Hystrichosphæra furcata* (Ehr.) O. We., *H. ramosa* (Ehr.) O. We., *H. bulloidea* Defl. et Cooks., *H. hyperacantha* Defl. et Cooks., *H. cingulata* (O. We.) Defl., *H. borussica* Eis., *Hystrichokibotium trabeculiferum* Defl. et Cooks., *Hystrichosphæridium centrocarpum* Defl. et Cooks., *H. machærophorum* Defl. et Cooks., *H. placacanthum* Defl. et Cooks., *Cymatiosphæra eupeplos* Val. A ces microplanctontes vrais, I. C. Cookson a ajouté des planctontes passifs peu abondants : quelques variétés de spores de Fougères, des grains de pollen de Conifères (types araucariens et podocarpacés), et de pollen de *Nothofagus*.

J'ai observé de nombreux coccolithes, qui mériteront une étude particulière, et parmi lesquels j'ai reconnu déjà des pentalithes de *Braarudosphæra bigelowi* (Gran et Braarud) Defl., d'un *Micrantholithus* voisin de *M. flos* Defl., des astérolithes de *Discoaster* sp. pl. Je signale, en outre, la présence d'un Dinoflagellé calcaire, de la famille des Calciodinellidés, qui paraît être un type nouveau apparenté au genre *Calcigonellum* Defl.

Les vestiges microscopiques d'Échinodermes sont assez abondants : piquants primaires et pédicellaires d'Échinides, baguettes brachiales de Plutei et sclérites d'Holothurides. J'étudierai ailleurs ces derniers, qui comportent des types inédits, des formes du manipule *Priscopedatus* sens. lat., une espèce d'*Achistrum* et enfin des sclérites rotiformes très proches de *Chiridotites lanceolatus* (Schlumb.) Defl.-Rig., du Lutétien de Chaussy, dont on ne possède malheureusement plus de type. Les spicules de Spongiaires sont fréquents : ils sont tous calcaires. Les uns sont des microsclères de Calcisponges, les autres, secondairement calcifiés, proviennent de Silicisponges.



Enfin ce riche matériel nous a fourni l'occasion, à G. Deflandre et à moi-même, d'étudier et de reconnaître des vestiges de Tuniciers représentés par leurs sclérites, auxquels nous avons donné le nom de *Micrascidites* (1956). De tels microfossiles ont été vus déjà par S. Durand, dans le Tertiaire de Bretagne (1948), mais dans les Traités et Manuels modernes de Paléontologie, les Tuniciers, non cités, sont implicitement considérés comme inconnus à l'état fossile, soit par suite de la rédaction trop prudente de la courte note de S. Durand, qui peut laisser le lecteur hésitant, soit plus probablement parce que cette note est restée inconnue des auteurs.

\*  
\* \* \*

### Manipule **Micralcyonarites** Deflandre-Rigaud.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1329.

Sclérites calcaires fossiles d'Alcyonaires, à microstructure généralement fibreuse, le plus souvent verruqueux ou épineux, rarement lisses, de formes variées : fuseau, massue, bâtonnet, haltère, plaque, etc.

Type : *Micralcyonarites vulgaris* Defl.-Rig., *loc. cit.*, fig. 1.

### MICRALCYONARITES VULGARIS Deflandre-Rigaud.

Pl. I, fig. 1 à 6.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 1.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 9. Paratypes BX 10, BX 14, etc.

Sclérites en forme de fuseau régulier allongé ou très allongé, droits, arqués, courbés plus ou moins en S, ornés de protubérances non serrées disposées sans ordre, émoussées ou plus ou moins verruqueuses. Structure fibreuse ou très fibreuse, aspect hyalin ou brunâtre. En L. P., extinction incomplète ou très incomplète, avec parfois des protubérances vivement colorées, en position oblique, blanc impur et marges vivement colorées.

Dimensions du type : longueur, 425  $\mu$  ; largeur maximale, 70  $\mu$ . Autres spécimens : longueur, 186-371  $\mu$  ; largeur, 42-74  $\mu$ .

Ce type est le plus commun et, malgré une grande diversité individuelle, il n'est guère possible, présentement, de faire des distinctions entre les formes extrêmes. C'est ainsi que, malgré une tendance nette à la disposition des protubérances en couronnes montrée par le sclérite (Pl. I, fig. 5-6), j'ai laissé celui-ci dans la centurie *M. vulgaris*, plutôt que de le classer avec *M. verticillatus*. Des intermédiaires, en effet, sont fréquents entre ce type de la figure 5, à verticilles presque nets, et des



*M. vulgaris*, où l'on discerne seulement quelques séries de protubérances arrangées en couronnes.

Si l'on veut, par ailleurs, citer des espèces actuelles possédant des sclérites identiques à l'holotype (par exemple *Rhizoxenia alba*, in J. A. Grieg, 1888, Pl. I, fig. 27-28), ou des sclérites analogues, comparables, on n'a qu'à feuilleter la plupart des ouvrages que je cite pour en trouver en quantité telle qu'une énumération n'aurait point de sens.

#### MICRALCYONARITES ROBUSTUS cent. nov.

Pl. I, fig. 7 à 10.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 10. Paratype BX 9.

Sclérites épais, en grande partie cylindriques, à extrémités coniques ou divariquées, ornés de très fortes protubérances mousses ou mamelonnées. Structure fibreuse, aspect hyalin ou brunâtre. En L. P., extinction très incomplète, et teinte blanc impur, expansions plus ou moins colorées en position oblique.

Dimensions : longueur, 220-232  $\mu$  ; largeur maximale, 54-57  $\mu$ .

Ce type est évidemment proche de *M. vulgaris*, dont il se distingue cependant facilement par sa robustesse et par sa forme générale, qui n'a pas celle d'un fuseau régulièrement atténué vers les extrémités, mais d'un cylindre brusquement terminé en coin.

Sclérites d'espèces actuelles comparables. — *Sympodium margaritaceum*, in J. A. Grieg, 1888, Pl. II, fig. 63, 64, 69 ; *Suberogorgia appressa* Nutting, 1911, *Siboga-Scleraxonia*, Pl. XI, fig. 7 b.

#### MICRALCYONARITES GALLICUS Deflandre-Rigaud.

Pl. I, fig. 11, 12.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 16.

Holotype : Éocène moyen, Lutétien. Calcaire de Fleury-la-Rivière (Marne.) BN 90.

Sclérites fusiformes ornés de protubérances épaisses, subcylindriques, à extrémité mousse, implantées perpendiculairement à l'axe du sclérite, de taille plus forte dans la partie médiane. Structure plutôt granuleuse, semblant non fibreuse (masquée par la fossilisation ?) ; en L. P., couleurs vives.

Dimensions : longueur, 194  $\mu$  ; largeur maximale, 48  $\mu$ .

Sclérites d'espèce actuelle comparables. — *Anthomuricea brunnea* Nutting, 1910, *Siboga-Muriceidæ*, Pl. XIX, fig. 6 b.



Tout en étant du même type que *M. vulgaris*, cette forme s'en distingue assez aisément par sa structure non fibreuse et surtout par la disposition perpendiculaire et la forme des protubérances, dont la partie distale est arrondie. Cependant on peut constater que le spécimen figuré Pl. IV, fig. 13-14, possède certains caractères de *M. gallicus* : direction des protubérances, augmentation de leur taille vers le milieu du sclérite. Par contre, les protubérances sont coniques et leurs extrémités pointues. Ainsi cette forme est à mi-chemin entre *M. vulgaris* et *M. gallicus*, et c'est donc un peu subjectivement qu'elle est rapportée ici à cette dernière centurie.

#### MICRALCYONARITES FUSUNCULUS Deflandre-Rigaud.

Pl. III, fig. 1, 2.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 3.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 6.

Sclérites en forme de fuseau régulier très allongé, un peu courbés, ornés de petites protubérances espacées, la plupart peu saillantes. Structure fibreuse nette, teinte brunâtre clair. En L. P., vives couleurs et extinction incomplète, avec taches colorées assez régulièrement réparties, sauf dans l'axe, qui reste sombre.

Dimensions : longueur, 278  $\mu$  ; largeur, 42  $\mu$ .

Ce type est proche de *M. fusticulus*, mais il me paraît s'en distinguer par sa solidité relative, sa taille, et sa physionomie générale qui rappelle *M. vulgaris* sens. lat.

Sclérites d'espèce actuelle comparables. — *Acanthogorgia armata* Nutting, 1910, *Siboga-Muriceidæ* (Pl. XIX, fig. 1 c).

#### MICRALCYONARITES FUSTICULUS Deflandre-Rigaud.

Pl. III, fig. 3, 4.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 2.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 14.

Paratypes BX 6, BX 7.

Sclérites très allongés, fragiles et le plus souvent incomplets, subcylindriques à extrémités rétrécies, ornés de protubérances très irrégulièrement disposées, généralement peu saillantes. Structure fibreuse ou très fibreuse, couleur brunâtre clair. En L. P., couleurs vives obliquement ; dans l'axe des nicols, extinction toujours incomplète laissant subsister des traces colorées çà et là, dans tout le sclérite.



Dimensions : longueur, 259-414  $\mu$ , environ ; largeur, 30-50  $\mu$  environ. Aucun spécimen n'étant parfaitement intact, les longueurs données doivent être considérées comme minimales.

Sclérites d'espèces actuelles comparables. — *Pseudocladochonus hicksoni*, in Kinoshita, 1909, Pl. III, fig. 14 ; *Eunephthya hicksoni*, Gravier, 1914, p. 20, fig. 9, 10.

#### MICRALCYONARITES UNDATUS cent. nov.

Pl. III, fig. 7, 8.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 7. Paratypes BX 7, BX 9.

Sclérites cylindriques ou à tendance fusiforme, à extrémités tronquées ou arrondies, rarement coniques. Ornementation constituée par des ondulations coniques peu proéminentes évoquant, sur la coupe optique médiane, de petites vagues à crête obtuse. Structure très fibreuse. En L. P., extinction incomplète, laissant des zones un peu éclairées et, en position oblique, montrant des zones sombres.

Dimensions de l'holotype : longueur, 162  $\mu$  ; largeur, 34  $\mu$ .

Sclérites d'espèce actuelle comparables. — *Sarcophyton tersum* Roxas, 1933, Pl. I, fig. 2, pro parte.

#### MICRALCYONARITES PERVERRUCOSUS Deflandre-Rigaud.

Pl. II, fig. 3, 4.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 5.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 8. Paratypes BX 12, BX 17.

Sclérites largement fusiformes, droits ou tordus, ornés de nombreuses protubérances verruqueuses, serrées et disposées sans ordre. Structure fibreuse, couleur un peu brunâtre ; en L. P., extinction très incomplète et, obliquement, éclairé avec centre rosé, marge d'un blanc impur et protubérances colorées.

Dimensions : longueur, 251-255  $\mu$  ; largeur maximale, 62-70  $\mu$ .

Sclérites d'espèces actuelles comparables. — *Sarcophyton glaucum*, in Roxas, 1933, Pl. I, fig. 10 ; *Cactogorgia agariciformis* in J. J. Simpson, 1910, Pl. I, fig. 5 ; *Acabaria pulchra*, in Stiasny, 1940, Pl. VIII, fig. B (a) ; *Nicella americana*, Tœplitz, 1929, p. 355, fig. 23 b ; *Muricella dubia* Nutting, 1910, *Siboga-Muriceidæ*, Pl. XIX, fig. 11.



## MICRALCYONARITES CRETACEUS (Pořta) Defl.-Rig.

Texte fig. 1.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1329.

*Nephthya cretacea* Pořta, 1855, p. 10, Pl. 1, fig. 7.

Crétacé supérieur. Couches de Teplitz. Koschtitz b. Laun, Bohême.

Sclérites en double cône allongé, progressivement effilés vers les extrémités, droits, peu arqués ou irrégulièrement recourbés, ornés sur la surface de nombreuses protubérances irrégulièrement réparties, exceptionnellement arrangées en lignes

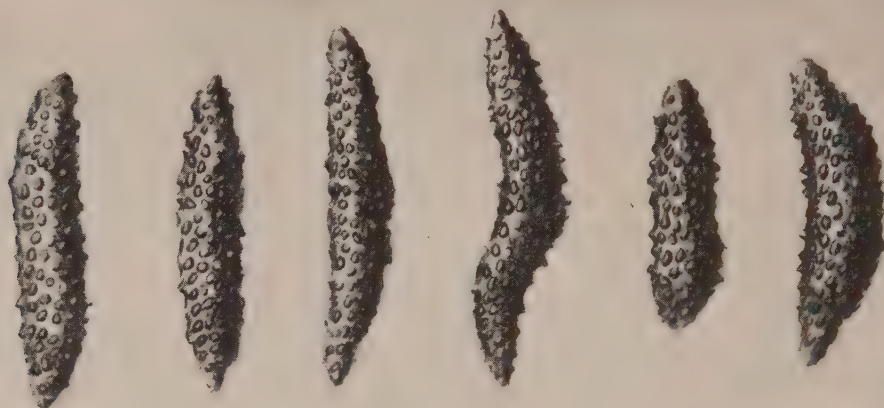


Fig. 1. — *Micralcyonarites cretaceus* (Pořta) Defl.-Rig. Crétacé supérieur, Bohême (d'après Pořta). Grossissement 35 environ.

sinueuses. Protubérances parfois simples, plus généralement divisées à leur extrémité en quelques petites verrues. Pas de canal axial.

Dimensions : longueur, 900-1 600  $\mu$  ; largeur, 200-280  $\mu$ .

C'est dans les parties inférieures des couches de Teplitz, dites plaques de Koschtitz, que Pořta a trouvé quelques spécimens de ces sclérites, accompagnant des Foraminifères, des Ostracodes, des spicules d'Éponges et des sclérites d'Holothurides.

Sclérites d'espèce actuelle comparables (par la forme et la taille). — *Versluysia argentea* Nutting, 1910, *Siboga-Muriceidæ*, Pl. XX, fig. 1 a, b.

J'ai déjà indiqué (1955) que le type de sclérite figuré par Pořta se retrouvait dans dix genres d'Alcyonaires. En voici les références : *Acabaria*, cf. Stiasny, 1940, t. IX, fig. F ; *Cactogorgia*, cf. J. S. Simpson, 1909-1910, Pl. I, fig. 4, 5 ; *Dendronephthya*, cf. Nutting, 1912, *Albatross*, Pl. XVII, fig. 5 ; *Heterogorgia*, cf. Nutting, 1910, *Siboga*, t. XLVII, Pl. XXII, fig. 16 ; *Muricella*, cf. Nutting, l. c.,



Pl. XIX, fig. 11-13 ; *Nicella*, cf. Toeplitz, 1929, p. 355, fig. 23 ; *Sarcophyton*, cf. Roxas, 1933, Pl. I, fig. 10 ; *Sinularia*, cf. Macfadyen, 1936, p. 35, fig. 3 ; *Versluysia*, cf. Nutting, l. c., Pl. XXI, fig. 14 a.

#### MICRALCYONARITES PEDIGERUS Deflandre-Rigaud.

Pl. II, fig. 1, 2, et Pl. IV, fig. 15, 16.

M. DEFLANDRE-RIGAUD 1955, p. 1328, fig. 12.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 6. Paratype BX 14.

Sclérites subcylindriques, peu atténués aux extrémités, ornés de solides protubérances mamelonnées ; plusieurs protubérances situées d'un même côté sont fortement développées. Structure fibreuse ou très fibreuse. En L. P., extinction incomplète parallèlement aux nicols ; obliquement, couleurs plus ou moins vives suivant la texture.

Dimensions du type : longueur, 100  $\mu$  ; largeur maximale, 46  $\mu$ . Paratype : longueur, 247  $\mu$  ; largeur, 87  $\mu$ .

Sclérites d'espèces actuelles comparables. — *Acabaria* sp., in J. S. Thomson, 1916-1917, Pl. V, fig. 5, pars ; *Paralemnalia digitiformis*, Macfadyen, 1936, p. 54, fig. 8 ; *Acanthogorgia thomsoni*, Gravier, 1914, p. 95, fig. 128.

#### ✦ MICRALCYONARITES CONJUNCTUS cent. nov.

Pl. II, fig. 5, 6.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 10.

Sclérites allongés, un peu fusiformes ou subcylindriques, ornés de protubérances les unes peu élevées et assez espacées, les autres très saillantes, serrées et rassemblées sur un même côté du sclérite. Couleur brun clair, structure peu fibreuse. En L. P., oblique, couleurs vives surtout dans les grandes protubérances.

Dimensions du type : longueur, 232  $\mu$  ; largeur maximale, 43  $\mu$ . Paratype : 194 et 39  $\mu$ .

Sclérites d'espèce actuelle comparables. — *Nephthya bedfordi*, E. W. Shann, 1912, Pl. XLIII, fig. 11.

#### MICRALCYONARITES CLAVA Deflandre-Rigaud.

Pl. II, fig. 7, 8.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 7.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 16.

Sclérites en forme de massue, à protubérances simples, ou un peu verruqueuses, irrégulièrement disposées, ou arrangées en couronnes. Structure très fibreuse. En L. P., extinction généralement complète, sauf parfois une ou deux protubérances d'orientation différente ; obliquement, blanc rosé ou vives couleurs.

Dimensions : longueur, 140-250  $\mu$  environ ; largeur maximale, 50-70  $\mu$  environ.

Sclérites d'espèces actuelles comparables. — *Sinularia mayi*, in Roxas, 1933, Pl. II, fig. 6 ; *S. polydactyla*, in Roxas, 1933, Pl. II, fig. 7 ; *Capnella parva* in S. F. Light, 1913, Pl. III, fig. 3 a, et in Roxas, 1933, Pl. III, fig. 4 a ; *Acabaria crosslandi* Stiasny, 1940, Pl. IX, fig. E (n) ; *Eunephthya glomerata*, in H. Broch, 1928, fig. 1, p. 6.

#### MICALCYONARITES ALLOITEAUI Deflandre-Rigaud.

Pl. II, fig. 9, 10.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 6.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 20.

Paratypes BX 3, BX 8, BX 9, BX 13.

Sclérites en forme de massue, fortement élargie à un pôle par un groupe d'expansions foliacées plus ou moins divergentes. Partie opposée subcylindrique, ornée de protubérances espacées, mousses ou légèrement verruqueuses. Structure peu fibreuse, aspect hyalin. En L. P., extinction complète dans l'axe des nicols, vives couleurs à 45° environ.

Dimensions : longueur, 218  $\mu$  ; largeur maximale, 77  $\mu$ . Paratype : longueur, 130  $\mu$ .

Le *Micalcyonarites* cf. *alloiteaui* auquel il a été fait allusion plus haut, à axe différencié (Pl. II, fig. 11, 12), mesure 255  $\mu$  de long, 77  $\mu$  de largeur maximale, 30  $\mu$  de largeur vers le milieu du sclérite.

Sclérites d'espèces actuelles comparables. — *Capnella imbricata*, in Roxas, 1933, Pl. III, fig. 1 c ; *C. philippinensis*, in S. F. Light, 1913, Pl. III, fig. 1 f, g ; *Eunephthya glomerata*, in H. Broch, 1912, fig. 12, p. 13 ; *Dendronephthya disciformis*, in E. W. Shann I, 1912, Pl. XLIII, fig. 13 ; *Sinularia robusta*, Macfadyen, 1936, p. 40, fig. 6 ; *Echinomuricea collaris*, Nutting, 1910, *Siboga-Muriceidæ*, Pl. XXI, fig. 5 a (de taille beaucoup plus grande).

#### MICALCYONARITES SCOPULA Deflandre-Rigaud.

Pl. III, fig. 5, 6.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 4.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 17. Paratypes BX 7, BX 11.



Sclérites en bâtonnet allongé, un peu aminci à une extrémité, élargi à l'autre, ornés de protubérances verruqueuses irrégulières plus développées vers la partie large et surtout vers l'extrémité où elles s'allongent et forment une sorte de touffe latérale. Structure fibreuse, teinte jaune-paille ou hyalin ; en L. P., vives couleurs irisées, bien discernables dans la figure 6 ; extinction incomplète.

Dimensions : longueur,  $371\mu$  ; largeur maximale,  $66\mu$ .

Sclérites d'espèces actuelles comparables. — *Echinomuricella uliginosa*, in G. Crane, 1909, Pl. XIII ; *Acanthogorgia paradoxa*, in Nutting, 1912, *Albatross*, Pl. XX, fig. 1 a (processus moins développés, taille bien plus élevée).

#### MICRALCYONARITES CORALLIOIDES Deflandre-Rigaud.

Pl. II, fig. 13, 14.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 10.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 10. Paratypes BX 9 et BX 17.

Sclérites en haltère, aux pôles prolongés par une large protubérance parfois conique, plus souvent épaissie et fortement mamelonnée. Deux couronnes de chacune trois grosses protubérances, en disposition alternée (bien visible sur la figure 13). Structure fibreuse marquée ; teinte rosée ou blanc impur en L. P. (oblique).

Dimensions : longueur,  $78-155\mu$  ; largeur maximale,  $48-70\mu$ .

Sclérites d'espèces actuelles comparables. — Ce type est fréquent ; il se trouve dans le corail commun, *Corallium rubrum*, et Valenciennes (1855) citait déjà, pour ce type, plusieurs espèces de *Juncella* (*J. Juncea*, *surculum*, *elongata*), de *Rhipidigorgia* (*R. umbraculum*, *cribrum*, *arenata*), auxquels j'ajouterai : *Belonella flava*, in Nutting, 1912, *Albatross*, Pl. XVIII, fig. 33, et *Anthomastus phalloides*, W. B. Benham, 1928, p. 80, fig. 23 b.

#### MICRALCYONARITES VERTICILLATUS Deflandre-Rigaud.

Pl. II, fig. 15, 16.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 11.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 17. Paratype BX 8.

Paratype : Éocène moyen, Lutétien, calcaire de Chaussy (Seine-et-Oise). AV 57.

Sclérites plus ou moins allongés, munis de deux ou plusieurs couronnes de protubérances tuberculées, chaque verticille comportant généralement plus de trois

protubérances alternées. Extrémités larges, mamelonnées, d'aspect analogue aux protubérances. Structure fibreuse ou peu fibreuse. En L. P., extinction presque complète ou un peu incomplète, vivement éclairé avec couleurs marginales à 45° environ.

Dimensions de l'holotype : longueur, 112  $\mu$  ; largeur, 62  $\mu$  ; paratype : longueur 124  $\mu$  ; largeur, 58  $\mu$ .

Sclérites d'espèces actuelles comparables. — 1° Au type : *Voringia arborea*, H. F. E. Jungersen, 1886, Pl. XXXIII, fig. 12 ; 2° en général : *Sarcophyton puerto galerae*, Roxas, 1933, Pl. I, fig. 5 ; *S. tracheliophorum*, in Roxas, 1933, Pl. I, fig. 7 ; *Nidalia gracilis*, Nutting, 1912, Albatross, Pl. XVIII, fig. 2 a, c ; *Euplexaura media*, J. Stuart Thomson, 1911, Pl. XLIV, fig. 2 b ; *Eugorgia lineata*, J. S. Thomson, 1916-1917, Pl. V, fig. 2 ; *Eunephthya fruticosa*, in H. Broch, 1928, fig. 5.

#### MICRALCYONARITES HYSTRIX Deflandre-Rigaud.

Pl. III, fig. 9 à 12 et Pl. IV, fig. 5, 6.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 9.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 8. Paratypes BX 7, BX 8, BX 9, BX 14, BX 20, BX 21.

Sclérites squamiformes aplatis, de contour très variable, à bord muni de dents arrondies, comme crénelé ; l'ensemble du sclérite est généralement arqué sur sa longueur et la face convexe porte, en nombre très variable et irrégulièrement dispersées, des protubérances simples à extrémité arrondie. Structure très fibreuse. En L. P., lorsque le sclérite est à plat, il n'est jamais ni éclairé ni éteint complètement, mais montre de vives couleurs en position oblique. En vue latérale, l'extinction reste partielle, mais le sclérite peut s'éclairer complètement vers 45° environ.

Dimensions : longueur, 116-205  $\mu$  ; largeur de l'ordre de la moitié ou des deux tiers de la longueur.

Sclérites d'espèces actuelles comparables. — *Thouarella recta*, in Nutting, 1912, Albatross, Pl. XIX, fig. a, b ; *T. alternata*, loc. cit., Pl. XIX, fig. 3 b, d ; *Primnodendron superbum*, loc. cit., Pl. XIX, fig. 4 a, b, c ; *Plumarella longispina*, in Nutting, 1909, Calif., Pl. XL, fig. 3 ; *Primnoisis antarctica*, in Gravier, 1914, p. 29, fig. 15-16 ; *Primnoella kükenethali* Gravier, 1914, p. 80, fig. 100-102.

#### MICRALCYONARITES LAMINOSUS Deflandre-Rigaud.

Pl. IV, fig. 1, 2.

M. DEFLANDRE-RIGAUD 1955, p. 1328, fig. 8.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 13. Paratype BX 21.



Sclérites squamiformes, aplatis, de contour allongé ou triangulaire, à bord orné de festons irréguliers ; les deux faces sont dépourvues de protubérances ou tubercules. Structure fibreuse très nette. En L. P., parallèlement aux nicols, le type montre une bande noire axiale éteinte ; en position oblique (la photographie figure 2 a été prise avec une inclinaison de 20° sur l'axe du polariseur), l'éclairement n'est pas complet, mais montre de vives couleurs en irisations très rapprochées.

Dimensions de l'holotype : longueur, 273  $\mu$  ; largeur, 93  $\mu$  ; paratype : longueur, 270  $\mu$  ; largeur, 140  $\mu$ .

Je n'ai pas vu, dans les sclérites d'espèces actuelles figurés dans les ouvrages à ma disposition, de forme réellement comparable.

#### MICRALCYONARITES CORNUTITERGUM Deflandre-Rigaud.

Pl. II, fig. 17, 18.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 15.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie BX 16. Paratypes BX 8, BX 9, BX 21.

Sclérites fortement courbés, à partie concave munie de deux (ou une) protubérances tuberculées, à dos portant de nombreuses expansions serrées, simples ou mamelonnées, bien développées. Structure fibreuse nette ; en L. P., extinction incomplète, irrégulière ; vivement coloré en position oblique.

Dimensions de l'holotype : longueur, 133  $\mu$  ; largeur maximale, 66  $\mu$  ; paratypes : longueur, 142-162  $\mu$  ; largeur, 70-92  $\mu$ .

Sclérites d'espèce actuelle comparables. — *Acabaria gracillima*, in Stiasny, 1940, Pl. X, fig. G (i).

#### MICRALCYONARITES TRIPES Deflandre-Rigaud.

Pl. IV, fig. 3, 4.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 14.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 7. Paratype (?) BX 11.

Sclérite fortement arqué, en forme de trépied ; la partie convexe est ornée de protubérances coniques ou subconiques, irrégulières. Structure très fibreuse. En L. P., parallèlement aux nicols, l'extinction est incomplète, fibres et couleurs apparaissent ; obliquement, il reste des zones sombres, le sclérite dans son ensemble est blanc impur et coloré.

Dimensions : longueur, 130  $\mu$  ; largeur, 85  $\mu$ .

Les sclérites d'espèces actuelles qui pourraient évoquer *M. tripes* (par exemple *Villogorgia flavescens*, Nutting, 1910, *Siboga-Muriceidæ*, Pl. XXII, fig. 1 b) me paraissent plutôt du type en chausse-trape, à trois ou quatre pointes (ou plus), que je n'ai pas encore vu dans mes formes fossiles.

### MICRALCYONARITES SPECIOSUS Deflandre-Rigaud.

Pl. I, fig. 13, 14.

M. DEFLANDRE-RIGAUD, 1955, p. 1328, fig. 13.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 19.

Sclérite conique comprimé, à contour triangulaire, couvert de processus verruqueux sur toute la surface ; les protubérances du sommet sont plus développées que les autres et, en outre, il en existe une série qui sont alignées et font le tour du sclérite à mi-hauteur environ. Structure finement fibreuse ; en L. P., vives couleurs et fibres apparentes, extinction incomplète parallèlement aux nicols.

Dimensions : longueur, 95  $\mu$  ; largeur, 73  $\mu$ .

Je n'ai pas trouvé de sclérites d'espèce actuelle exactement comparables ; on peut rapprocher ce type, fort élégant, de l'un des sclérites d'*Acanthogorgia turgida*, Nutting, 1910 (*Siboga-Muriceidæ*, Pl. XIX, fig. 4 g), qui est en triangle irrégulier, avec des protubérances toutes semblables.

### APPENDICE

Au cours de mes recherches sur les vestiges microscopiques des Invertébrés fossiles, j'ai observé à diverses reprises des microfossiles calcaires discoïdes dont je n'ai pas trouvé mention dans la littérature que j'ai pu consulter.

Il s'agit de sortes de petites galettes d'une taille variant entre 60 et 150  $\mu$  environ, qui ont une structure rayonnée caractéristique. Il y a généralement une face plane et une face convexe plus ou moins épaisse, le centre lui-même pouvant être développé en un tubercule peu régulier.

A n'en point douter, ces minuscules disques représentent des stades juvéniles d'Anthozoaires, vraisemblablement de Madréporaires du sous-ordre *Fungiida* (cf. J. Alloiteau, 1952, p. 654). Il est possible que de tels stades aient été décrits chez des formes actuelles, bien que n'ayant pas encore été reproduits dans les Traités que j'ai pu consulter. Leur très petite taille, toutefois, laisse supposer qu'ils appartiennent à des stades primitifs d'espèces peut-être de faibles dimensions. On peut évoquer certains genres de la famille des *Fungiidæ*, pris au sens large,



comme *Cycloseris*, Milne-Edwards et Haime, ou *Microseris*, Fromentel, mais il me paraît impossible de faire un rapprochement plus précis.

Pour attirer l'attention sur ces microfossiles à la fréquence desquels pourraient être liés d'utiles notions ou enseignements, je crée pour eux le manipulateur *Neanthozoites*, dont la signification large laisse place à d'ultérieures précisions.

J'ai reconnu déjà trois types bien différents, qui constitueront trois centuries : *N. elegans*, *N. fibratus*, *N. arachnoidiscus*. Le premier, *N. elegans*, a été trouvé à la fois dans l'Éocène (Lutétien de Chaussy, Seine-et-Oise) et dans le Miocène moyen (Balcombien d'Australie). Il s'agit donc d'une forme à large répartition stratigraphique, comme le sont précisément les « formes simples » des *Fungiidae*.

#### Manipule **Neanthozoites** manip. nov.

Microfossiles calcaires en forme de disques aplatis ou de galettes plan-convexe, à structure rayonnée, à bord émarginé irrégulier. Taille inférieure ou égale à un ou deux dixièmes de millimètre.

Type : *Neanthozoites elegans* cent. nov.

#### NEANTHOZOITES ELEGANS cent. nov.

Pl. III, fig. 13 à 19, Pl. IV, fig. 7, 8.

Holotype : Éocène moyen, Lutétien, calcaire de Chaussy (Seine-et-Oise). AV 56.

Paratypes : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 3, BX 22.

Plaquette discoïde plan convexe, à contour circulaire ou légèrement elliptique, à bord irrégulièrement crénelé, constituée de baguettes rayonnant autour d'un nodule central légèrement proéminent, irrégulier. En lumière polarisée, nicols croisés, croix noire caractéristique de la disposition sphérolithique, les parties éclairées étant teintées des vives couleurs de la calcite, qui s'atténuent cependant, ou plutôt se fondent en un blanc grisâtre lorsque la partie centrale est plus bombée (cas du spécimen de la Pl. IV, fig. 7-8).

Dimensions : spécimens éocènes, 73-108  $\mu$  ; spécimens miocènes, 47-63  $\mu$ .

#### NEANTHOZOITES FIBRATUS cent. nov.

Pl. IV, fig. 11, 12.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 6.

Plaquette discoïde à bord lacinié, irrégulier, constituée de très fines fibres calcaires rayonnantes. Face supérieure convexe, face inférieure un peu concave,

centre épaissi. En lumière polarisée, croix noire à branches étroites, secteurs colorés en teintes concentriques, le bord étant jaune-paille.

Dimensions : 124-126  $\mu$ .

Je place ici, au moins provisoirement, un spécimen partiellement brisé, à bord entier, régulier, et à centre paraissant non épaissi, dont le diamètre devait être d'environ 170  $\mu$ . Les fibrilles sont extrêmement délicates. L'aspect en lumière polarisée, quoique voisin, ne montre qu'un seul cycle de couleurs concentriques, ce qui est sans doute dû à la faible épaisseur du disque.

NEANTHOZOITES ARACHNOIDISCUS cent. nov.

Pl. IV, fig. 9, 10.

Holotype : Miocène moyen, Balcombien, marnes de Balcombe Bay, Vic., Australie. BX 9.

Plaquette discoïde, sensiblement circulaire, à bord régulièrement émarginé, avec des échancrures primaires et secondaires. Microstructure de la calcite non héliolithique, non fibrillaire. Disque divisé en secteurs au nombre de 12 à 20, correspondant aux échancrures primaires ; chaque secteur comporte une échancrure médiane (échancrures secondaires) et est pourvu d'épaississements transversaux concentriques (traverses). L'ensemble des secteurs repose sur une lame mince, peu anisotrope. La calcite des secteurs a, en lumière polarisée, une structure non homogène par suite des diversités d'épaisseur.

Dimensions : 78-131  $\mu$  environ.

L'aspect général ressemble étonnamment aux Diatomées du genre *Arachnoidiscus*, et plus particulièrement à *A. ehrenbergii*, le bord mis à part, celui-ci étant entier chez les Diatomées.



## BIBLIOGRAPHIE

- ALLOITEAU (J.). 1952. — Sous-classe des *Alcyonaria*, in J. PIVETEAU (*Traité de Paléontologie*, t. I, p. 408-417).
- ALLOITEAU (J.). 1952. — Madréporaires post-paléozoïques, in J. PIVETEAU (*Traité de Paléontologie*, t. I, p. 539-684).
- BENHAM (W. B.). 1928. — On some Alcyonarians from New-Zealand Waters (*Trans. N. Z. Inst.*, vol. 59, p. 67-84, 31 fig.).
- BROCH (H.). 1911. — Die Alcyonaceen des Kolafjordes (*Trav. Soc. Imp. Natur. St.-Petersbourg*, Bd XLI, Lief. 4, p. 3-22, 14 fig.).
- BROCH (H.). 1928. — Alcyonarians with a systematic biogeographical discussion of the Northern Eunephthya species (*N. Polar Exped. « Maud », 1918-1925. Scientif. result.*, vol. V, n° 7, p. 3-19, 5 fig.).
- CAYEUX (L.). 1916 et 1931 (réimpr.). — Introduction à l'étude pétrographique des roches sédimentaires, Paris.
- CAYEUX (L.). 1921. — Existence de nombreux spicules d'Alcyonaires dans les minerais de fer jurassiques de France (*C. R. Acad. Sc.*, 172, p. 987-988).
- CAYEUX (L.). 1921. — Rôle pétrographique des Alcyonaires fossiles, déduit de l'analyse des minerais de fer jurassiques de France (*C. R. Acad. Sc.*, 172, p. 1189-1190).
- CAYEUX (L.). 1935. — *Les roches sédimentaires de France. Roches carbonatées*, Paris, Masson et C<sup>ie</sup>.
- CAYEUX (L.). 1939. *Les phosphates de chaux sédimentaires de France*, Paris.
- CHAPMAN (F.). 1907. — Tertiary Foraminifera of Victoria, Australie. The Balcombian deposits of Port Phillip., Pt. I (*J. Linn. Soc. Zool.*, 30, p. 10-35, Pl. I-IV).
- CHAPMAN (F.) et PARR (W. J.). 1926. — Tertiary Foraminifera, Pt. II (*Ibid.*, 36, p. 373-399, Pl. XVII-XXI).
- CHAPMAN (F.), PARR (W. J.) et COLLINS (A. C.). 1934. — Tertiary Foraminifera, Pt. III (*Ibid.*, 38, p. 553-577, Pl. VII-XI).
- DEFLANDRE (G.) et COOKSON (I. C.). 1955. — Fossil microplankton from Australian late Mesozoic and Tertiary Sediments (*Austr. J. of Mar. Freshw. Res.*, vol. 6, n° 2, p. 242-313, 59 fig., 9 pl.).
- DEFLANDRE (G.) et DEFLANDRE-RIGAUD (M.). 1956. — Micrascidites manip. nov., sclérites de Didemnidés (Ascidies, Tuniciers) fossiles du Lutétien du Bassin parisien et du Balcombien d'Australie (*C. R. Som. S. G. F.*, p. 47-48, 5 fig.).
- DEFLANDRE-RIGAUD (M.). 1949. — Quelques observations sur les spicules d'Éponges calcaires fossiles (*Microscopie*, Paris, vol. I, p. 151-161, 35 fig.).
- DEFLANDRE-RIGAUD (M.). 1952. — Contribution à la systématique des sclérites d'Holothurides fossiles (*Bull. Inst. Océanogr.*, n° 1012, p. 1-12).
- DEFLANDRE-RIGAUD (M.). 1953. — Classe des Holothurides, in J. PIVETEAU (*Traité de Paléontologie*, t. III, p. 363-372, 31 fig.).
- DEFLANDRE-RIGAUD (M.). 1955. — Sur les sclérites d'Alcyonaires fossiles et leur classification. Micralcyonarites manip. nov. du Miocène moyen d'Australie (*C. R. Acad. Sc.*, 241, p. 1327-1329, 16 fig.).
- DURAND (S.). 1948. — Présence de spicules d'Ascidies dans le Rédonien d'Apigné (Ille-et-Vilaine) (*C. R. Acad. Sc.*, 227, p. 683-684).
- GLÉSSNER (M. F.). 1945. — *Principles of Micropaleontology*, Melbourne, 296 p., 64 fig., 14 pl.
- GRANE (G.). 1909. — Report on a collection of Alcyonarians from Okamandal in Kattiawar (*Report to the Gov. Baroda on the Mar. Zool. Okhamandal in Kattiawar*, p. 125-135, f. 2, 1 pl.).
- GRAVIER (CH.). 1914. — Alcyonaires (*II<sup>e</sup> Expéd. antarct. franç.*, 1908-1910, Paris, Masson et C<sup>ie</sup>, 116 p. 142 fig., 11 pl.).
- GRIEG (J. A.). 1888. — To nye Cornularier fra den norske kyst (*Bergens Museum*, p. 1-18, 2 pl.).
- JUNGENSEN (H. F. E.). 1886. — Kara-Havets Alcyonider (*Dijmphna Togtets Zool. bot. Udbytte*, p. 1-8, 2 pl.).

- KINOSHITA (K.). 1909. — Telestidæ von Japan (*Annotationes Zoologiæ Japonenses*, vol. VII, Part. II, p. 113-123, 1 pl.).
- KINOSHITA (K.). 1910. — On the Kerceididæ a New Family of Gorgonacea and some Notes on the Suberogorgiidae (*Annotationes Zoologiæ Japonenses*, vol. VII, Part. IV, p. 223-230, 1 pl.).
- LECOMPTÉ (M.). 1952. Madréporaires paléozoïques, in J. PIVETEAU (*Traité de Paléontologie*, t. I, p. 419-538).
- LIGHT (S. F.). 1913. — Notes on Philippine Alcyonaria, genus Capnella (*Philippine, J. of Sci.*, vol. VIII, p. 435-452, 3 pl.).
- LUCAS (G.). 1938. — Les Cancellophycus du Jurassique sont des Alcyonaires (*C. R. Acad. Sc.*, 206, p. 1914-1916).
- MACFADYEN (L. M. J.). 1936. — Alcyonaria (Stolonifera, Alcyonacea, Telestacea and Gorgonacea (*Great Barrier Reef Exp.*, 1928-1929, vol. 5, n° 2, p. 19-71, 11 fig., 5 pl.).
- MAY (W.). 1900. — Beiträge zur Systematik und Chorologie der Alcyonaceen (*Jenaisch. Ztschr.*, 33, p. 1-180, Pl. I-V).
- MORET (L.). 1953. — *Manuel de Paléontologie animale*, 3<sup>e</sup> éd., Paris, Masson et C<sup>ie</sup>.
- NUTTING (CH. C.). 1912. — Descriptions of the Alcyonaria collected by the Fisheries Steamer « Albatross », mainly in Japanese Waters during 1906 (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, 43, p. 1-104, Pl. 1-21).
- NUTTING (CH. C.). 1909. — Alcyonaria of the Californian coast (*Proc. U. S. Nat. Mus.*, 35, p. 681-727, Pl. 84-91).
- NUTTING (CH. C.). 1910-1911. — The Gorgonacea of the Siboga Expedition. III. The Muriceidæ, *Siboga Expeditie*, Livr. 47, 1910, 108 p., 22 pl.; IV. The Plexauraridæ. *Ibid.*, Livr. 48, 1910, 20 p., 4 pl.; V. The Isidæ. *Ibid.*, Livr. 50, 1910, 24 p., 6 pl.; VI. The Gorgonellidæ. *Ibid.*, Livr. 32, 1910, 39 p., 11 pl.; VII. The Gorgonellidæ. *Ibid.*, Livr. 54, 1910, 11 p., 3 pl.; VIII. The Scleraxonia. *Ibid.*, Livr. 57, 1911, 62 p., 12 pl.
- PIVETEAU (J.). 1952. — *Traité de Paléontologie*, t. I et II; t. III, 1953, Paris, Masson et C<sup>ie</sup>.
- POČTA (PH.). 1885. — Ueber fossile Kalkelemente der Alcyoniden und Holothuriden und verwandte recente Formen (*Sitzber. k. Ak. Wiss., Wien*, XCII, p. 7-12, 1 pl.).
- POČTA (PH.). 1887. — Die Anthozoen der böhmischen Kreideformation (*Abhandl. K. böhm. Ges. d. Wiss.* (VII) 2, Prag, p. 1-60, 29 fig., 2 pl.).
- RIDLEY (S. O.). 1882. — Contributions to the Knowledge of the Alcyonaria, with descriptions of new Species from the Indian Ocean and the Bay of Bengal (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, p. 184-192, 2 fig.).
- ROXAS (H. A.). 1933. — Philippine Alcyonaria. II. The Families Alcyoniidæ and Nephthyidæ (*The Philipp. Journ. of Sc.*, vol. 50, n° 4, p. 345-470, 5 pl.).
- SHANN (E. W.). — Observations on some Alcyonaria from Singapore, with a brief discussion on the classification of the family Nephthyidæ (*Proc. Zool. Soc. London*, p. 505-527, 3 pl.).
- SIMPSON (J. J.). 1909-1910. — On a new Species of Cactogorgia (*Proc. R. Soc. of Edinburgh*, vol. XXX, p. 324-326, 1 pl.).
- SIMPSON (J. J.). 1909-1910. — On a new Pseudaxonid genus Dendrogorgia (*Proc. R. Phys. Soc. of Edinburgh*, vol. XVIII, p. 62-67, 4 fig.).
- STIASNY (G.). 1940. — Gorgonaria aus dem Roten Meere (*Publ. Mar. biol. Stat. Ghardaqa* (Red Sea), n° 2, p. 121-173, 10 pl.).
- STUDER (TH.). — Alcyonarien aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums (*Mitt. Geog. Ges. Nat. Mus.*, Lübeck, p. 103-128, 6 pl.).
- TERMIER (H. et G.). 1945. — Sur la présence de spicules chez quelques Alcyonaires viséens du Maroc (*C. R. Som. S. G. F.*, n° 5-6, p. 70-72, 3 fig.).
- THOMSON (J. ST.). 1911. — The Alcyonaria of the Cape of Good Hope and Natal Gorgonacia (*Proc. Zool. Soc.*, London, p. 870-993, 3 pl.).
- THOMSON (J. ST.). 1916-1917. — South African Gorgonacea (*Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc.*, vol. 61, p. 1-47, 5 pl.).
- TÖPLITZ (CH.). 1929. — Die Gorgonarien Westindiens. 7. Die Familie Gorgonellidæ, zugleich eine Revision (*Zool. Jahrb. Suppl.*, 16, p. 235-276, 2 pl., 26 fig.).
- VALENCIENNES. 1855. — Extrait d'une monographie de la famille des Gorgonidées de la classe des Polypes (*C. R. Acad. Sc.*, 44, p. 7-15).
- ZITTEL (A. VON). 1903. — *Grundzüge der Paläontologie*, Abt. I, Invertebrata,



CONTRIBUTION A L'ÉTUDE  
DES *OROPHODONTOIDEA*,  
GRAVIGRADES CUIRASSÉS DE LA PATAGONIE

PAR

Robert HOFFSTETTER

PARIS

MASSON ET C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS  
120, Boulevard Saint-Germain, 120

---





# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES *OROPHODONTOIDEA*, GRAVIGRADES CUIRASSÉS DE LA PATAGONIE

PAR

Robert HOFFSTETTER

---

Notre connaissance des formes apparentées aux Gravigrades laisse encore beaucoup à désirer, en ce qui concerne les fossiles antérieurs au Colhuéhuapien (Oligocène supérieur). A tel point que divers genres, créés sur des pièces de l'Éocène et de l'Oligocène inférieur de Patagonie, sont généralement considérés comme *incertæ sedis* dans les classifications modernes.

La collection Tournouër, constituée en Patagonie au début du siècle et conservée au Laboratoire de Paléontologie du Muséum, apporte à ce sujet des documents importants, dont l'étude a été commencée par Gaudry. Sur cette base, j'ai été amené, dans une note préliminaire (Hoffstetter 1954 *a*), à reconnaître l'existence de Gravigrades cuirassés, dans lesquels entrent les genres *Orophodon* Amegh. 1895 (non Kraglievich et Rivas 1951), *Octodontotherium* Amegh. 1895, *Palæopeltis* Amegh. 1895 et *Proplatyarthrus* Amegh. 1905, dont certains doivent tomber en synonymie.

Ils offrent des analogies évidentes avec les Gravigrades par leur ostéologie et aussi par le nombre et la morphologie de leurs dents. Ils s'en distinguent par la structure dentaire et la présence d'une cuirasse dermique d'un type particulier. On peut les désigner sous le nom de Paragravigrades et les considérer comme une superfamille, les *Orophodontoidea* Kragl. et Rivas 1951, *emend.* Hoffst. 1954.

L'existence de ce groupe m'a conduit (Hoffstetter, 1954 *a*, 1954 *b*) à reprendre pour l'infra-ordre des *Tardigrada* le sens large que lui attribuait Cuvier, de façon à pouvoir y inclure les Paresseux, les Gravigrades et les Paragravigrades, en les opposant aux *Cingulata* (Tatous et Glyptodontes) et aux *Vermilingua* (Fourmiliers).

Le présent mémoire a pour objet de donner de plus amples détails sur les bases qui m'ont mené à ces conclusions.

## DONNÉES ANTÉRIEUREMENT ACQUISES SUR LES XÉNARTHRES ANTÉ-COLHUÉHUAPIENS

### 1. — Riochiquien (Paléocène supérieur).

Au Paléocène de Patagonie, les Édentés ne sont représentés que par quelques rares plaques de Tatous (cf. G. G. Simpson, 1948, p. 92) (1). Aucun reste de Tardigrade n'a encore été signalé à ce niveau, ni en Patagonie — qui correspond, il est vrai, à une faune marginale, — ni même au Brésil, où le gisement de São José de Itaborai aurait pu laisser espérer la découverte de représentants du groupe.

### 2. — Casamayorien (Éocène inférieur).

Bien qu'ils ne soient pas encore abondants, les Tatous deviennent brusquement variés dans les couches à *Notostylops*. Six genres y sont reconnus par Simpson ; on en rapproche habituellement l'énigmatique *Machlydotherium*, que je considérerai à part, à cause de ses affinités très douteuses ; il semble bien apparaître à cette date, comme tendent à le confirmer deux plaques incomplètes de la collection Tournouër, récoltées à Cerro Negro. Par contre, la présence de Tardigrades au même niveau n'est pas encore bien établie.

La seule forme qui ait été rapprochée du dernier groupe est *Proto Bradys harmonicus* Ameghino (1902 a, p. 49 = 47 du tiré à part), pour lequel l'auteur a créé la famille des *Proto bradyidæ* (originellement *Proto bradydæ*). Malheureusement, le type, non figuré, n'a pas été retrouvé (Simpson 1948, p. 70). Il s'agit, selon Ameghino, d'un petit crâne incomplet dont le palais, élargi en avant de la première dent, rappelle en miniature celui de *Glossotherium*. Les cinq dents supérieures, connues seulement par les alvéoles, forment une série continue de 15 mm de long. L'auteur signale aussi des vestiges d'alvéoles, qui pourraient indiquer une dentition de lait déjà tombée ; il décrit, en outre, de petites fossettes antérieures, qui le conduisent à supposer l'existence de dents rudimentaires caduques en avant de la série permanente. Le zygoma est dépourvu d'apophyse descendante. Ameghino suppose que cette forme pourrait se placer à l'origine commune des Gravigrades et des Paresseux.

Il est hautement regrettable que les éléments de la diagnose originale ne soient pas contrôlables. Simpson (1948, p. 71) fait justement remarquer que la description, dont il n'y a pas lieu de suspecter l'exactitude, laisse cependant une large

(1) Dans une lettre du 7 mai 1954, le Dr Carlos de Paula Couto me fait savoir que l'ordre des Édentés n'est pas représenté dans le matériel paléocène récolté à Itaborai (Brésil). Des écailles dermiques de ce gisement ont été considérées à première vue comme des plaques de Tatous (Paula Couto, 1949, p. 4 et 11), mais elles appartiendraient à des Reptiles.



part à l'interprétation personnelle, en ce qui concerne les fossettes considérées comme des alvéoles. De sorte que la position du genre et ses affinités restent encore extrêmement douteuses.

### 3. — Mustersien (Éocène supérieur).

Les Tatous semblent subir une régression à l'Éocène supérieur, mais c'est peut-être une apparence, due au fait que ce niveau est moins bien représenté dans les collections que le Casamayorien. Les animaux cuirassés rapportés au genre *Machlydotherium* se diversifient. Les premiers Glyptodontes apparaissent. Enfin trois indications intéressent les Tardigrades ou formes apparentées.

a. On peut d'abord citer l'espèce *Palæopeltis tesseratus* Ameghino (1902 a, p. 52 = 50 du tiré à part) fondée sur un fragment de bouclier dermique comprenant une plaque subcomplète, encore unie à des parties de trois autres. L'auteur l'a rapportée au genre *Palæopeltis* Amegh. 1895, dont l'espèce type (*P. inornatus* du Déséadien) est également fondée sur des plaques dermiques, que la plupart des auteurs ont attribuées avec réserves à un Glyptodonte, tandis que d'autres ont suggéré qu'elles pourraient appartenir à un Gravigrade cuirassé. Le type de *P. tesseratus* n'a pas été figuré. Simpson (1948, p. 94) en donne une description que je résume ici : plaques très fortement unies par des sutures dendritiques si fortes que les brisures du fragment ne les suivent en aucun endroit ; surface externe compacte, porcelanée, légèrement bombée, dépourvue d'ornementation, sauf de petites ponctuations et de rares follicules ; plus grand diamètre 33 mm, épaisseur 8-10 mm ; similaire à l'espèce déséadienne, mais pourrait appartenir à un genre distinct ; semble être un Glyptodonte, mais ce n'est pas absolument certain.

b. *Proplatyarthrus longipes* Ameghino (1905 a, p. 58-59, fig. 69) a été créé pour un astragale gauche trouvé dans la partie la plus supérieure de l'horizon astrapotonien (= Mustersien). Le type semble perdu, mais la figure originale est clairement interprétable. Comme l'ont déjà noté Ameghino et Simpson, la pièce rappelle l'astragale des Mégalonychidés, mais elle se singularise par son allure très déprimée, par sa trochlée très longue, étreécie en arrière et formée de deux condyles d'égale hauteur, par sa tête grande, portée par un col bien marqué, et enfin par ses deux facettes calcanéennes beaucoup plus largement séparées que chez tous les Gravigrades connus. Selon Simpson (1948, p. 70), il s'agit incontestablement d'un Gravigrade d'aspect mégalonynchoïde, mais tout à fait distinct des types du Santacruzien.

c. Enfin Simpson (1948, p. 70-71) signale dans le Mustersien du Cerro del Humo une phalange unguéale brisée et usée, indéterminée, mais tendant à confirmer la présence de Gravigrades à ce niveau.

#### 4. — Déséadien (Oligocène inférieur).

A l'Oligocène inférieur, les vrais Tatous se diversifient ; le genre *Machlydotherrium* a disparu ; les Glyptodontes restent rares. Les restes apparentés aux Tardigrades deviennent sinon abondants, du moins variés.

Parmi ces derniers, il faut d'abord citer « *Hapalops*, » *antistis* Ameghino (1897, p. 101), fondé sur un crâne de 14 cm de longueur condylomaxillaire, non élargi en avant des dents, et dont le palais se prolonge en arrière de la dernière molaire ; les dents supérieures, au nombre de cinq de chaque côté, sont fortement comprimées antéro-postérieurement ; elles occupent une longueur de 48 mm ; un long diastème sépare la première de la seconde, de sorte que les quatre dernières n'occupent que 27 mm. La pièce n'a pas été figurée et, que je sache, aucun auteur n'a écrit par la suite sur cette espèce. Toutefois les caractères donnés par Ameghino sont assez significatifs pour qu'on puisse rapporter le fossile à la famille des *Megalonychidæ* et même à la sous-famille des *Nothrotheriinae* dans l'acception que lui donnent Simpson 1945 et Hoffstetter 1954 c. Si l'on tient compte de la conscience avec laquelle Ameghino observait ses pièces et de sa propension à introduire des coupures génériques pour traduire la moindre dissemblance, on peut admettre que la forme déséadienne est effectivement voisine des espèces du genre *Hapalops* Amegh. Il est cependant douteux qu'elle appartienne réellement à ce genre santacruzien (Miocène inférieur), dont la compréhension a été progressivement réduite, de sorte que les espèces de l'Oligocène supérieur (Colhuéhuapien) qui y avaient été d'abord rattachées ont été par la suite séparées génériquement.

Un problème plus complexe — sur lequel nous tenterons de jeter quelque lumière — a été posé par trois autres genres créés par Ameghino ; deux d'entre eux présentent d'évidentes affinités avec les Gravigrades, tandis que le troisième n'a été rattaché au même groupe que par quelques auteurs.

*Octodontotherium* Ameghino (1895, p. 56) a pour génotype *O. grande* Amegh. 1895 (originellement *O. « grandæ »*), fondé sur des dents isolées, qui n'ont jamais été figurées. Elles sont formées d'une masse de dentine compacte enveloppée d'une mince couche de ciment et entourant un noyau très réduit de dentine vasculaire. D'après la description originale, la première dent supérieure, fortement arquée, a une section ovoïde (20 × 13 mm) et s'use en biseau. La première dent inférieure présente une légère torsion latérale ; sa section est elliptique (21 × 16 mm) et l'usure dessine deux facettes formant une arête transversale aiguë. Les dents intermédiaires du haut et du bas ont la forme de prismes rectangulaires (20-22 × 14 mm), excavés longitudinalement sur l'une des faces larges. La dernière molaire inférieure est bilobée ; sa section rappelle la forme d'un 8, d'où le nom du genre ; elle mesure 28 mm d'avant en arrière ; ses deux lobes atteignent respectivement 18 et 16 mm de largeur et sont séparés par un étranglement de 7 mm. \



Une autre espèce du même gisement, *O. crassidens* (1) Ameghino (1897, p. 101, fig. 82), a été proposée pour des dents un peu plus fortes, qui, d'après les chiffres d'Ameghino, dépassent d'un cinquième environ les dimensions de celles d'*O. grande*. Deux pièces ont été figurées.

Le genre *Octodontotherium* a été d'abord rapproché de la famille des Mylodontidés à cause de la forme de ses dents. A partir de 1897, Ameghino le place dans les Orophodontidés, qu'il caractérise par la réduction ou l'absence de dentine vasculaire.

Un second genre déséadien, *Orophodon* Ameghino (1895, p. 58), avec l'espèce *O. hapaloides* Amegh. 1895, a été créé pour des dents subcylindriques, de section circulaire ou légèrement elliptique ( $12 \times 10$  mm), dont l'usure se fait en deux facettes obliques réunies en une arête transversale aiguë. La dent type, figurée peu après (Ameghino, 1897, p. 81, fig. 101), n'a pas encore été retrouvée (J. L. Kraglievich et S. Rivas, 1951, p. 14). Alors que la description originale mentionne une « masse de dentine vasculaire interne assez développée », Ameghino indique par la suite (*Sinopsis geológica de la Argentina*, 1898 ; *Obras completas*, t. XII, p. 631) que cette vasodentine manque ou n'est représentée que par quelques vestiges. C'est par cette dernière particularité qu'il caractérise finalement (1897) la famille des *Orophodontidæ*, laquelle avait été définie primitivement (Ameghino, 1895, p. 57) d'après la forme subcylindrique des molaires qui « distinguent les *Orophodontidæ* de tous les autres Gravigrades pour les rapprocher, jusqu'à un certain point, des Tatous ». La nouvelle définition permet à l'auteur de réunir *Orophodon* et *Octodontotherium* dans la même famille.

En dehors de ces dents, Ameghino (1895, p. 58-59) signale dans le Déséadien de nombreux os isolés appartenant à des Gravigrades. Il s'agit notamment d'astragales qui, d'après l'auteur, pourraient représenter quatre genres distincts ; les plus gros rappellent par leur forme ceux des Mylodontidés pampéens ; les petits et moyens, qui se rapportent peut-être à *Orophodon* ou à des genres voisins, ressemblent à ceux des Mégalonychidés, mais s'en distinguent par une tête portée par un col bien défini, plus allongé et moins oblique que dans cette dernière famille. Ameghino mentionne, en outre, des phalanges unguéales très comprimées et arquées latéralement qui « diffèrent de celles des Gravigrades plus modernes par l'absence de gaine osseuse pour l'insertion de la base de l'ongle ».

De grosses plaques dermiques de la même formation ont été décrites sous le nom de *Palæopeltis inornatus* Ameghino (1895, p. 59) et quatre ont été figurées (Amegh., 1897, p. 83, fig. 102). Leur surface externe n'est pas ornementée, mais porte seulement de petites perforations vasculaires. Certaines sont polygonales et peuvent atteindre 50 mm de diamètre et 12-14 mm d'épaisseur ; leurs sutures sont fortement engrenées et elles représentent des éléments de boucliers fixes.

(1) C'est la même espèce qui est désignée par erreur sous le nom d'*O. crassum* Amegh., dans *Sinopsis geológica de la Argentina*, 1898 (Ameghino : *Obras completas*, t. XII, p. 632).

D'autres sont subrectangulaires et mesurent  $50-60 \times 25-30$  mm, avec une épaisseur de 5-6 mm ; leurs bords latéraux sont indentés ; elles s'amincissent en avant et en arrière, sans cependant former de surface de glissement ; elles appartiennent à des bandes dorsales semi-mobiles.

Selon Ameghino, ces éléments de cuirasse dermique présentent des caractères intermédiaires entre les Glyptodontes et les Tatous. L'auteur place le genre *Palæopeltis* dans une famille particulière, les *Palæopeltidæ* Amegh. 1895, qu'il inclut dans les *Glyptodontia*. Il signale (Ameghino, 1897, p. 103) que les plaques récoltées postérieurement sont parfois si grandes qu'elles pourraient indiquer la présence de plusieurs espèces.

Par la suite, Ameghino (1905 *b*, p. 193, fig. 25) rapporte au même genre un fragment de fémur du même gisement, sans justifier cette attribution.

A. Tournouër (1903, p. 469) retrouve dans le gisement type du Déséadien à la fois des mâchoires d'*Octodontotherium* (et aussi d'*Orophodon*, qu'il ne sépare pas) et des plaques de *Palæopeltis*. Cette association le conduit à l'idée qu'il pourrait s'agir d'un même animal possédant une cuirasse de Tatou et des dents et os de Gravigrade.

Cette même idée, basée sur le même matériel, est exprimée par A. Gaudry (1906, p. 26, note 3). Selon cet auteur, les trois noms génériques d'Ameghino pourraient correspondre à une même forme, dont on connaît les « prémolaires » (*Orophodon*), les molaires (*Octodontotherium*), les plaques dermiques (*Palæopeltis*) et un astragale. Les dents et les éléments squelettiques s'accordent avec les Gravigrades, mais la présence d'une carapace dermique indiquerait un groupe très particulier. En fait, tout ce matériel de la collection Tournouër a été étiqueté par A. Gaudry sous le nom de *Palæopeltis inornatus* Amegh. ; mais il y a séparé une « grande race : *Octodontotherium crassidens* Amegh. » et une « petite race : *Orophodon hapaloides* Amegh. et *Octodontotherium grande* Amegh. », séparation appliquée à la fois aux plaques et aux dents.

Peu après, A. Gaudry (1908, p. 57, fig. 71) figure six plaques de *Palæopeltis*, rapportées dans les collections à sa « grande race ».

Loomis (1914, p. 205-209, fig. 134, 136, 137) se borne à reproduire les observations d'Ameghino, mais n'ajoute pratiquement rien à notre connaissance des genres considérés.

L. Kraglievich (1931, p. 248 et note 1 ; 1934, *Obras completas*, t. III, p. 337-338) mentionne la trouvaille de nouvelles dents d'*Octodontotherium* par Riggs, lors de l'expédition du Field Museum de Chicago (matériel déposé au Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires, d'après J. L. Kraglievich et S. Rivas, 1951, p. 11). Il confirme que ces dents, ainsi que celles d'*Orophodon*, se distinguent de celles des autres Gravigrades par l'absence de dentine vasculaire.

Discutant l'observation de Gaudry, cet auteur remarque qu'aucune des dents



d'*Octodontotherium* ne ressemble au type d'*Orophodon*, et que les deux genres sont distincts. Mais il admet que les plaques de *Palæopeltis* pourraient appartenir à l'un ou l'autre, en soulignant qu'en cas d'identité c'est le nom *Palæopeltis* qui doit tomber en synonymie. Il ajoute que, s'il s'agit bien d'animaux caractérisés par l'association d'une ostéologie de Gravigrade et d'une carapace de Tatou, il y aurait lieu de créer pour la famille des *Orophodontidae* un sous-ordre particulier, les *Orophodontia*.

M. E. Jörg 1939 (*vide* Kraglievich et Rivas, 1951, p. 20) démontre, par des coupes histologiques, que les dents d'*Octodontotherium crassidens* conservent un petit noyau de dentine vasculaire.

Dans sa classification des Mammifères, G. G. Simpson (1945, p. 69, 71, 75 et 94) émet les plus grandes réserves sur la position des trois genres, qu'il rapproche provisoirement des Mégalonychidés (*Orophodon*), des Mylodontidés (*Octodontotherium*) et des Glyptodontes (*Palæopeltis*).

Un travail récent de J.-L. Kraglievich et S. Rivas (1951) remet en question les opinions antérieurement exprimées, notamment au sujet d'*Orophodon* et de *Palæopeltis*. Les auteurs y décrivent un matériel découvert dans la région de la Laguna Carri-Laufquén Chica, dans le sud-ouest du territoire de Rio Negro, c'est-à-dire très loin au nord-ouest par rapport aux gisements classiques du Déséadien. Les restes appartiendraient à un même individu, trouvé sans association faunique permettant de fixer son âge géologique. Une portion antérieure du crâne montre un rostre court et élevé, à ouverture nasale trapézoïdale, étrécie en bas, rappelant celle des Glyptodontes. Les dents sont disposées en série continue et dessinent un U ; on en compte huit de chaque côté, dont la première (à laquelle s'ajoutait peut-être, d'après les auteurs, une autre plus antérieure) est portée par le prémaxillaire, les suivantes par le maxillaire ; ces dents, homodontes, ont la forme d'un cylindre ouvert à la base ; elles sont malheureusement brisées au niveau des alvéoles ; mais leur section subcirculaire, et l'absence apparente de dentine vasculaire, comme aussi leurs dimensions, leur confèrent une certaine ressemblance avec celles d'*Orophodon*.

Par ailleurs, les quelques éléments connus de la carapace rappellent les plaques fixes de *Palæopeltis*, surtout par l'absence d'ornementation.

Il est certain que cette curieuse association apparaissait très suggestive. Et l'on comprend que les auteurs aient attribué à leur fossile le nom d'*Orophodon* cf. *hapaloides*. Ils en ont conclu que le genre *Orophodon* (incl. *Palæopeltis*) et la famille des *Orophodontidae* appartenaient aux *Cingulata* ; mais, à cause des caractères particuliers de l'ouverture nasale, des dents et de la cuirasse, ils en ont fait une superfamille nouvelle, les *Orophodontoidea*.

Comme je l'ai déjà démontré d'après le matériel de la collection Tournouër, et comme il sera précisé plus loin, le véritable *Orophodon*, de Deseado, a en réalité une mandibule de Gravigrade et des dents hétérodontes. Il est donc certain que

L'animal décrit par Kraglievich et Rivas représente une tout autre forme, malgré quelques coïncidences surprenantes. Afin d'éviter toute confusion, j'ai proposé d'attribuer au reste de la Laguna Carri-Laufquén Chica le nom de *Pseudorophodon Kraglievichi* (Hoffstetter 1954 a, p. 160, note 1). Il s'agit apparemment d'un Tatou, que sa série dentaire continue rapproche des *Peltephilidæ*. Cependant, sa carapace et la forme de l'ouverture nasale indiquent peut-être une famille propre, qui pourrait être nommée *Pseudorophodontidæ*. Il faut attendre une étude plus détaillée pour savoir s'il y a lieu de l'exclure de la superfamille des *Dasypodoidea* et d'en faire une superfamille particulière, intermédiaire entre Tatous et Glyptodontes, comme le proposent Kraglievich et Rivas. L'âge géologique du fossile reste indéterminé; ce n'est qu'à cause de la supposée identité avec *Orophodon* que les auteurs l'avaient considéré comme probablement déséadien.

### LE MATÉRIEL DE LA COLLECTION TOURNOUËR

La collection Tournouër n'apporte aucun document nouveau sur les Tardigrades anté-oligocènes, ni sur l'espèce déséadienne « *Hapalops* » *antistis*. Par contre, le lot 1903-3, récolté dans le gisement type du Déséadien (rive droite du rio Deseado, point 10 de la carte de R. G. Chaffee, 1952, fig. 9, p. 555), comprend des pièces remarquables concernant les genres *Orophodon*, *Octodontotherium* et *Palæopeltis*. C'est à ce matériel que se réfèrent les indications déjà publiées par Tournouër (1903), Gaudry (1906, 1908) et Hoffstetter (1954 a).

A côté de dents isolées, il faut signaler tout particulièrement dans cette collection la présence de deux branches mandibulaires adultes, qui correspondent l'une à *Orophodon hapaloides* (fig. 5 F), l'autre à *Octodontotherium grande* (fig. 1 A); et aussi celle d'un maxillaire juvénile, avec trois dents en place (fig. 2 A), qui doit être rapporté à la dernière espèce. Ces échantillons, les premiers qui font connaître des os céphaliques et des séries dentaires de ces animaux, suffisent à démontrer que les deux espèces s'apparentent aux Gravigrades, et que leur denture est hétérodonte, comme l'avait bien observé Gaudry. Mais je m'écarte de l'opinion de ce dernier auteur pour rejoindre celle de L. Kraglievich en ce qui concerne la séparation des deux genres. En effet, les pièces observées par Gaudry étaient encore partiellement encroûtées, de sorte que, dans quelques cas, la présence d'un alvéole postérieur lui a échappé. Après avoir terminé le nettoyage des échantillons, j'ai pu observer que, chez *Orophodon*, seule la dernière dent est bilobée; au contraire, *Octodontotherium* possède, à chaque demi-mâchoire, deux dents bilobées consécutives ( $M_3M_4$  et  $M^4M^5$ ); ce caractère, auquel on peut en ajouter d'autres concernant la morphologie de chaque dent, sépare clairement les deux genres; et l'on remarquera que *Octodontotherium* possède une physionomie dentaire tout à fait singulière dans l'ensemble des Édentés.



Bien qu'aucune série dentaire complète ne soit connue, il est pratiquement certain que les deux genres déséadiens répondaient à la formule courante chez les Gravigrades et Paresseux, c'est-à-dire  $5/4$ . Mais les dents ont une structure très particulière, déjà relevée par Ameghino et divers auteurs. Elles sont presque entièrement constituées par de la dentine compacte, recouverte par une couche de cément remarquablement mince. Au centre, apparaît une tache plus obscure, qui représente un noyau réduit de dentine vasculaire. Cette tache a une forme variable, qui dépend de la section de la dent, ou plus exactement de celle de la cavité pulpaire. Punctiforme dans les dents cylindriques, elle dessine un arc de cercle dans celles dont la section est réniforme; elle s'allonge lorsque apparaît un grand axe et elle se bifurque au niveau des lobes éventuels (voir fig. 1 et 2). On remarque aussi que cette même tache est relativement plus large dans les dents jeunes, mais qu'elle devient extrêmement étroite dans les pièces adultes. Il y a là une différence fondamentale avec les Gravigrades et les Paresseux; en effet, chez les membres de ces deux groupes, après une sécrétion limitée de dentine compacte, particulièrement réduite chez les Mégathérinés, il se forme une importante masse de vasodentine plus tendre, caractérisée par l'abondance et la disposition subparallèle des canaux nourriciers. Au contraire, chez les deux genres déséadiens, la sécrétion de dentine compacte se prolonge jusqu'à emplir presque entièrement la cavité pulpaire; il ne se forme finalement qu'un petit bouchon de dentine vasculaire, destiné à obturer l'axe de l'ancienne cavité. Cette structure paraît équivalente de celle des incisives de certains Rongeurs, ou des incisives de Chevaux dites « nivelées »; chez celles-ci également, une petite tache centrale, l'étoile centrale ou étoile radicale, représente la dentine vasculaire qui a obturé le sommet de la cavité pulpaire. Une structure comparable s'observe aussi chez les Tatous et Glyptodontes, où la dentine vasculaire, parfois plus dure que la dentine compacte, peut dessiner un léger relief sur la surface d'abrasion. Il faut remarquer ici que, chez tous ces animaux, à l'inverse des Gravigrades et Paresseux, la dentine vasculaire centrale, distinguée par Owen sous le nom d'ostéodentine, ne possède que peu de canaux, et que ceux-ci sont disposés très irrégulièrement. Il serait intéressant d'établir, par une étude histologique, si le noyau central des dents déséadiennes est formé d'ostéodentine — ce qui est probable — ou de vasodentine (1). Remarquons dès à présent que leur dentine vasculaire présente la même dureté que la dentine compacte, de sorte qu'elle n'entraîne ni la formation d'une concavité comme celle des Gravigrades et Paresseux, ni un relief central comme chez les Glyptodontes et certains Tatous.

En ce qui concerne le squelette post-cranien, il est curieux que la collection Tournouër ne renferme aucune vertèbre ni aucun os long susceptibles d'être rapportés à *Octodontotherium* ou à *Orophodon*. Sans doute, le collecteur n'a-t-il

(1) Ce point est peut-être précisé dans le travail de Jörg (1939), que je n'ai pas pu consulter.

rencontré sur place que des pièces brisées qu'il a négligées. Cette lacune est regrettable, car les os longs permettraient de discuter plus amplement des affinités et du mode de vie de ces animaux ; et surtout l'étude des neurépinés vertébrales donnerait les bases nécessaires pour établir la présence ou l'absence d'une carapace dermique chez ces mêmes animaux.

Cependant, un certain nombre d'éléments du carpe et du tarse, des métapodes et des phalanges, dont la morphologie s'accorde avec celle des Gravigrades classiques, ont été récoltés dans le Déséadien. Ils proviennent apparemment de deux animaux de taille distincte ; tous deux sont trop forts et trop différents morphologiquement des Mégalonichidés pour qu'il puisse s'agir de « *Hapalops* » *antistis*. Il est donc légitime de penser qu'ils correspondent aux deux seules espèces représentées par des dents dans la même collection, c'est-à-dire *Octodontotherium grande* et *Orophodon hapaloides* ; les fréquences relatives parlent d'ailleurs dans le même sens, puisqu'elles indiquent, pour les os des extrémités comme pour les dents, une rareté plus grande de la forme la plus petite. A vrai dire, les dimensions des diverses pièces sont un peu inférieures à celles qu'on aurait pu attendre d'après la longueur des séries dentaires. La différence n'entraîne cependant pas une incompatibilité ; elle traduit sans doute le fait que les animaux déséadiens possédaient, relativement à leurs extrémités, une tête plus puissante que celle des Gravigrades pampéens.

Enfin, la collection Tournouër comprend un certain nombre de plaques dermiques qui répondent à la diagnose de *Palæopeltis inornatus* et qui, d'après le collectionneur, auraient été trouvées associées aux mâchoires d'*Octodontotherium* (et d'*Orophodon* qu'il ne sépare pas). En fait, leurs épaisseurs permettent d'y reconnaître deux lots qui indiquent la coexistence d'un animal puissant relativement commun et d'un autre plus petit et plus rare. Il est hautement probable que ces plaques appartiennent aux deux genres considérés, comme l'avait supposé Gaudry. On remarquera d'ailleurs que le matériel déséadien connu ne contient aucune pièce osseuse ou dentaire qui pourrait suggérer un autre rapprochement.

#### *Octodontotherium grande* Ameghino 1895.

**Mandibule.** — La mandibule est représentée par une branche gauche (fig. 1 A) presque complète en avant, brisée au niveau du dernier alvéole, ayant subi en outre quelques légères déformations, qui n'empêchent pas de reconnaître le style général de l'os. Au niveau de  $M_3$ , elle a 30 mm d'épaisseur ; sa hauteur atteint 57 sur le flanc externe et 62 sur le flanc interne. La pièce montre de grandes analogies avec les Mylodontinés. Elle indique une mandibule courte et haute ; la région symphysaire, épaisse, est élargie un peu comme chez *Glossotherium*, mais son bord pré-alvéolaire s'élève davantage. Comme chez les Gravigrades et les Paresseux, le canal dentaire émet une branche postéro-externe ; celle-ci est ici d'importance réduite et son foramen de sortie occupe une position remarquablement basse et



antérieure, quand on le compare à celui des Gravigrades classiques ; il se situe à mi-hauteur de la branche mandibulaire, au niveau de la cloison entre  $M_3$  et  $M_4$ .

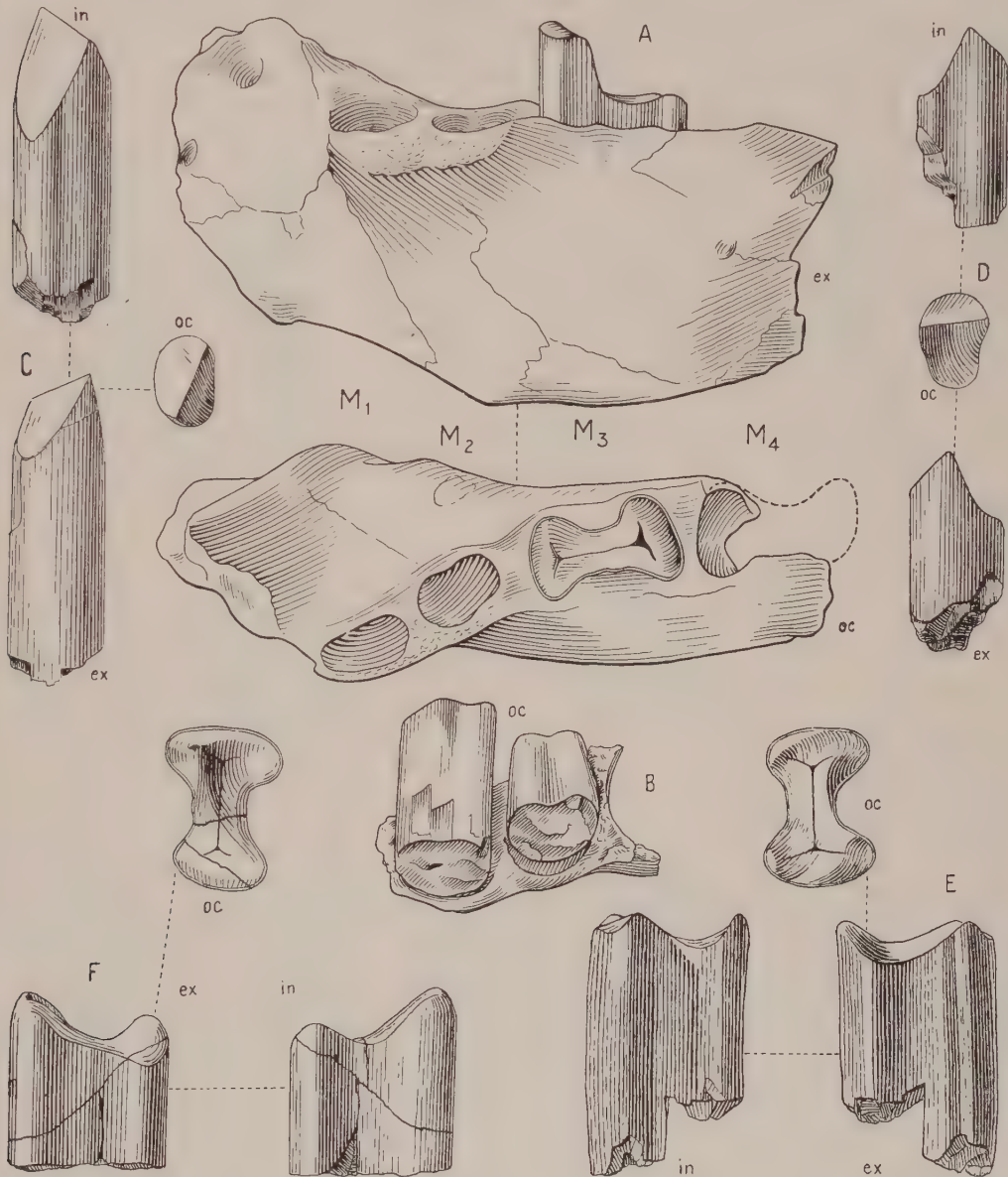


Fig. 1. — *Octodontotherium grande* Amegh., Coll. Tournouër, Deseado (Patagonie). Mandibule et dents inférieures gauches,  $\times 2/3$ .

A, branche mandibulaire ; B, fragment de mandibule avec  $M_1$  et  $M_2$  ; C,  $M_1$  ; D,  $M_3$  ; E,  $M_3$  ; F,  $M_4$ . — Faces externes (ex), internes (in) et occlusales (oc).

La branche principale du canal dentaire, après avoir longé la base des alvéoles, va déboucher dans deux trous mentonniers ; l'un, de taille moyenne, est situé en

avant, au niveau du plan alvéolaire ; l'autre, nettement plus fort, est moins antérieur et occupe une position très élevée.

**Dents inférieures.** — La pièce précédente porte les deux alvéoles antérieurs ; la troisième dent, bilobée, est complète, mais a subi une usure anormale ; le dernier alvéole est en partie conservé et suffit à montrer que  $M_4$  est également une dent bilobée, car les parois observables correspondent au lobe antérieur, au flanc latéral de l'isthme et à l'amorce du lobe postérieur. En outre, un fragment de mandibule (fig. 1 B) porte les deux premières dents incomplètes et une partie de l'alvéole de la troisième ; elle permet d'observer la position relative de ces diverses pièces. Enfin quelques dents isolées se rattachent également à la même espèce.

Il y a quatre dents inférieures en série continue, sans diastème. Les deux premières ont une section réniforme, les deux suivantes comprennent chacune deux lobes réunis par un isthme. La file dentaire est très arquée, et les deux séries droite et gauche étaient très divergentes vers l'avant. Les trois premiers alvéoles occupent une longueur de 76 mm. On peut estimer à 11 cm environ la longueur de la série dentaire inférieure. C'est une dimension qui correspondrait à une petite espèce de *Glossotherium*, comme *Gl. Wegneri*.

$M_1$  est fortement inclinée vers l'extérieur et son alvéole forme une saillie sur le bord mandibulaire. Le fût de la dent est pratiquement droit, à peine convexe longitudinalement sur son flanc externe ; il présente une légère torsion hélicoïdale sur son axe. La face interne porte un sillon longitudinal peu profond. La section de la dent est réniforme ; quatre échantillons répondent aux diamètres suivants :  $19,7 \times 12,4$  ;  $19,5 \times 13,5$  ;  $19 \times 12$  ;  $18,6 \times 13$ . L'usure produit deux facettes subplanes, limitées par une arête très oblique (fig. 1 C).

$M_2$  est moins inclinée et moins tordue sur elle-même. Le sillon interne est plus marqué. La section est encore réniforme, mais la dent est plus renflée dans sa partie antérieure. Les diamètres sont, d'après deux échantillons :  $18,5 \times 13,5$  ;  $18,8 \times 14$ . L'usure se fait encore en deux facettes, mais l'arête qu'elles constituent est presque transversale et la facette postérieure est nettement concave (fig. 1 D).

$M_3$  est bilobée ; ses deux lobes, dont le postérieur est le plus large, sont séparés par un isthme allongé. Les axes transversaux des lobes divergent vers l'extérieur. L'usure forme un redent antérieur, très exagéré dans la dent en place sur la mandibule, par la suite d'une usure anormale. La partie postérieure est subplane et indique que la dent supérieure correspondante ( $M^4$ ) a également une section allongée et probablement bilobée. Les dimensions de la dent en place sont : longueur antéro-postérieure, 30 ; largeur du lobe antérieur, 16,5 ; largeur de l'isthme, 8,3 ; largeur du lobe postérieur, 18. Une autre dent isolée (fig. 1 E) donne, pour les mêmes dimensions, 32 ; 20,7 ; 8,6 ; 22,5.

$M_4$ . Parmi les dents isolées, l'une me semble correspondre à  $M_4$  (fig. 1 F). Elle se distingue de la précédente par son isthme plus large et par son lobe postérieur



moins élargi que l'antérieur. Les axes transversaux des lobes divergent vers l'intérieur. L'usure, qui forme également un redent antérieur, permet d'orienter la dent et de ne pas la confondre avec une  $M_3$ . Les dimensions, prises comme pour la dent précédente, sont : 33,2 ; 23,6 ; 11,5 ; 19. Une dent juvénile, à couronne tronconique, n'atteint pour les mêmes dimensions de sa surface d'usure que : 20,6 ; 13,9 ; 7 ; 10,4. A 2 cm plus bas, les mêmes dimensions s'élèvent à : 23 ; 15,5 ; 7 ; 11,3.

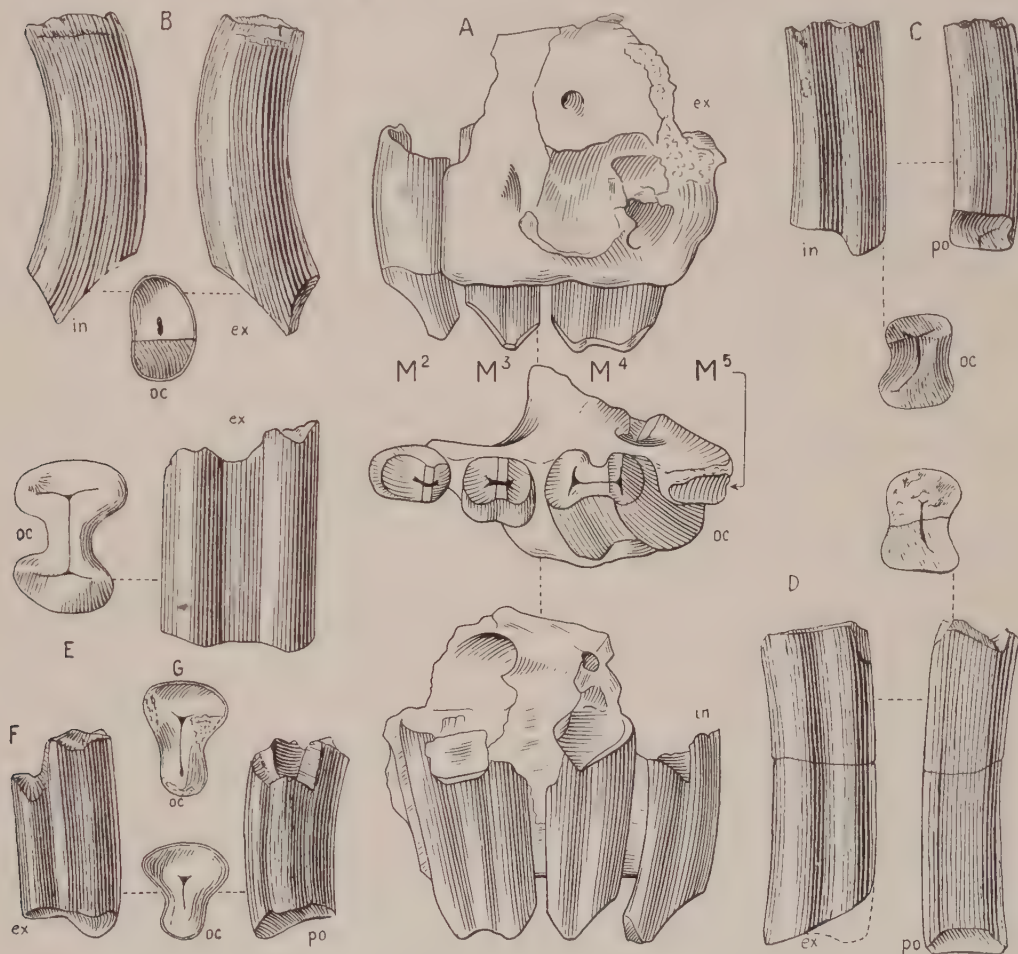


Fig. 2. — *Octodontotherium grande* Amegh., Coll. Tournouër, Deseado (Patagonie). Maxillaire et dents supérieures,  $\times 2/3$ .

A, lacrimal et maxillaire gauches d'un jeune individu ; B,  $M^2$  gauche ; C,  $M^3$  gauche ; D,  $M^3$  droite ; E,  $M^4$  droite ; F,  $M^5$  droite ; G,  $M^5$  gauche. — Faces externes (ex), internes (in), occlusales (oc) et postérieures (po).

**Maxillaire et lacrimal.** — Un petit maxillaire juvénile (fig. 2 A) avait été placé par Gaudry, à cause de sa taille, avec la mandibule d'*O. hapaloides* dans la « petite race de *Palæopeltis* ». En réalité, après nettoyage, la pièce montre un bord alvéolaire derrière la dent bilobée, qui est donc une  $M^4$ , comme le confirment d'ailleurs

sa position par rapport au canal infra-orbitaire et aussi la présence d'une facette d'usure presque verticale sur son bord postérieur. C'est donc un jeune *Octodontotherium*.

Le maxillaire porte encore son apophyse zygomatique, avec l'articulation du malaire; il est percé par un ample canal infra-orbitaire, qui s'ouvre en avant à la verticale du bord postérieur de  $M^3$  et en arrière au niveau du milieu de  $M^4$ . Le lacrymal est en place; il est perforé par un canal cylindrique qui traverse ensuite le maxillaire en direction des fosses nasales; le foramen lacrymal occupe une position extra-orbitaire; son emplacement n'est pas marqué par un renflement osseux, comme cela a lieu chez divers Gravigrades.

**Dents supérieures.** — La pièce précédente porte trois dents,  $M^2$ ,  $M^3$ ,  $M^4$ , qui conservent des caractères juvéniles. Mais des dents isolées permettent de connaître la morphologie de la plupart des pièces adultes.

$M^1$  n'est pas représentée dans la collection Tournouër. La description originale d'Ameghino la présente comme une dent fortement arquée, à section ovoïde ( $20 \times 13$ ), usée en biseau.

$M^2$  (fig. 2 B) a également un fût arqué, très convexe en avant. La face interne porte un sillon, qui s'efface parfois dans les pièces adultes. La section est réniforme. L'usure dessine deux facettes unies en une arête parfois tronquée — au moins chez le jeune — par un méplat; la facette antérieure est beaucoup plus longue et plus concave. Deux pièces adultes ont les diamètres suivants:  $19,4 \times 13,4$  (fig. 2 B);  $17,9 \times 12,7$ .

$M^3$ , en place dans le maxillaire juvénile, a un fût presque droit, avec un sillon interne bien marqué et l'indication d'un sillon externe; la tache de dentine vasculaire est bifurquée à ses deux extrémités, ce qui peut s'interpréter comme une tendance vers la bilobation. Les pièces adultes isolées posent un problème, car deux types distincts pourraient correspondre à la dent considérée, entre lesquels il est difficile de choisir. Le premier (fig. 2 C et D) est représenté par deux échantillons prismatiques, à section subrectangulaire, avec un fort sillon interne et un sillon externe moins marqué; la dentine vasculaire est franchement bifurquée en avant, moins nettement en arrière; les diamètres sont  $18,6 \times 14,2$  et  $20,7 \times 15,7$ . L'autre type, également représenté par deux pièces, montre une section réniforme avec un sillon interne; la dentine vasculaire forme simplement un arc de cercle; les diamètres sont  $18,5 \times 14,7$  et  $21 \times 14,2$ . Ces deux types, qui diffèrent aussi par leur mode d'usure, sont trop distincts pour représenter des variations extrêmes dans une même espèce. Le premier ne diffère que par sa taille plus faible de la pièce considérée par Ameghino (1897, fig. 82 a, b) comme une dent inférieure de *Octodontotherium crassidens*; il s'accorde aussi avec la dent juvénile, d'*O. grande* par la bifurcation de sa dentine vasculaire. C'est probablement l'authentique  $M^3$  de *O. grande*. On pourrait se demander si l'autre type ne représente pas



une variété de  $M_2$  ; c'est peu probable, car sa surface d'usure est bombée en avant, très concave en arrière, sans arête transversale nette ; d'autre part, la dent présente une courbure longitudinale du fût, qui est nettement convexe vers l'intérieur. Il s'agit plutôt d'une  $M^3$  d'une autre espèce (peut-être un grand *Orophodon* ?). Il n'est même pas exclu que ce soit la véritable  $M^3$  d'*Octodontotherium grande*, auquel cas l'autre représenterait une espèce distincte (petit *O. crassidens* ?).

$M^4$  est bilobée (fig. 2 E). Elle a la même allure générale que  $M_3$  et  $M_4$ , mais les axes transversaux des lobes sont subparallèles ; de plus le sillon externe, très profond, a ses flancs presque parallèles, de sorte que sa section ressemble à un U. Les dimensions, prises comme sur  $M_3$ , sont 30,5 ; 21,3 ; 8,6 ; 18,6 pour une pièce. Un autre échantillon donne 28,6 ; 19,5 ; 9,2 ; 18,1.

$M^5$  ressemble à celle des Mylodontidés. Elle forme deux lobes inégaux (fig. 2 F et G). L'antérieur, plus large, n'a pas l'obliquité habituelle chez les formes pampéennes. Le fût est arqué, et je suppose que, comme chez les Mylodontidés, c'est le flanc externe qui est concave. Les dimensions, prises sur trois pièces, sont :

Longueur antéro-postérieure.....	23,7	20,2	19,4
Largeur du lobe antérieur .....	17,5	17,6	17,6
— postérieur .....	9,5	9,1	8,6

**Astragale.** — J'attribue à cette espèce deux astragales, dont l'un complet (fig. 3) ; ils rappellent quelque peu *Prepothierium* du Santacruzien, mais sont d'un tiers plus forts et apparaissent plus étirés d'avant en arrière ; ce dernier caractère leur confère des proportions comparables à celles des Mylodontinés. Ce sont certainement des pièces semblables qu'Ameghino (1895, p. 58 du tiré à part) rapprochait par leur forme des Gravigrades pampéens. Toutefois, selon ce même auteur, leurs dimensions ne lui permettaient pas de les attribuer à *Octodontotherium*. En fait, la longueur antéro-postérieure des échantillons de la collection Tournouër atteint 87,5 et 83,5 ; ces chiffres sont nettement trop forts pour *Orophodon*, dont la série dentaire inférieure n'atteint que 75 mm. Les mêmes dimensions représentent environ 80 p. 100 de la longueur de la série dentaire inférieure d'*Octodontotherium grande* ; ce rapport (qui n'a rien de rigoureux puisqu'il peut s'agir d'individus distincts) semble varier de 85 à 95 p. 100 chez les Mégalyonchidés santacruzien étudiés par Scott ; il atteint 96 p. 100 chez un individu de *Glossotherium* pampéen [type de *Gl. myloides* (Gervais)] conservé au Muséum, mais il faut remarquer que cette dernière forme est précisément caractérisée par une tête relativement petite et des membres puissants. Il me semble donc que les pièces considérées peuvent se rattacher à *Octodontotherium*, lequel aurait eu une tête relativement plus forte que chez les Gravigrades classiques.

L'astragale considéré est très spécialisé. Par sa forme générale, et ses proportions, il rappelle surtout l'élément homologue de *Glossotherium*, dont il diffère

essentiellement par sa taille d'un tiers plus faible et surtout par l'articulation calcanéenne.

L'articulation tibiale forme un condyle interne court, qui répond à la forme dite odontoïde, connue chez les divers Gravigrades du Pampéen ; ce condyle est très renflé, plus globuleux et moins oblique que chez *Prepothorium*. Le condyle externe est très allongé ; comparé à celui de *Glossotherium*, il est plus long en avant et



Fig. 3. — *Octodontotherium grande* Amegh., Coll. Tournouër, Deseado (Patagonie). Astragale droit, faces interne, proximale et distale,  $\times 2/3$ .

plus court en arrière ; en outre, sa surface n'est pas régulièrement convexe, mais présente au tiers antérieur une légère dépression que l'on retrouve sur les deux exemplaires conservés. Entre les deux condyles, la surface articulaire n'est pratiquement pas échancrée en avant, alors qu'elle l'est fortement chez *Prepothorium*.

La facette articulaire péronéale n'est pas prolongée en arrière comme chez *Prepothorium* et chez les Mégalonychidés ; elle occupe une position antérieure, comparable à celle de *Glossotherium* ; elle se prolonge jusqu'au bord inférieur de l'os et il est possible que le péroné se soit également appuyé sur le calcanéum.

La tête antérieure, destinée à recevoir le naviculaire, est beaucoup plus saillante

que chez *Prepothorium*, plus même que chez *Glossotherium* ; elle est nettement concave en avant.

La face inférieure ressemble beaucoup à celle de *Prepothorium*. Contrairement à *Glossotherium* et *Myiodon*, mais en accord avec tous les autres Gravigrades, les deux faces articulaires du calcanéum, ectale et sustentaculaire, sont séparées par un sillon profond. En face de l'extrémité de ce sillon et du côté interne, une forte éminence sépare les insertions des ligaments astragalo-calcanéens. La facette destinée au cuboïde est légèrement convexe, mais moins étendue que chez *Glossotherium*.

Dimensions...	{	Longueur maxima antéro-postérieure.....	87,5
		Largeur maxima.....	76,5
		Longueur de la surface articulaire du condyle externe.....	74

**Éléments du carpe.** — Le carpe de cette espèce est représenté dans la collection par trois scaphoïdes, trois lunaires et deux unciformes, certains incomplets, qui concordent par leurs dimensions avec l'astragale attribué à *O. grande*.

Le scaphoïde est beaucoup plus développé dans le sens transversal que chez aucun Gravigrade décrit jusqu'à présent, à tel point que sa forme générale et ses proportions rappellent curieusement celles du scapholunaire d'un grand Félin, bien qu'il s'agisse ici d'un simple scaphoïde. Comparé aux Gravigrades, il diffère grandement de toutes les formes pléistocènes ; il s'accorde plutôt avec *Hapalops* du Miocène, dont il se distingue surtout par sa largeur et son épaisseur. L'os le mieux conservé (fig. 4 C) atteint 54 de largeur maxima, 35 d'épaisseur dorso-palmaire et 26 de hauteur proximo-distale. Il porte comme de coutume un fort processus postéro-interne. La face articulaire pour le radius mesure  $48 \times 34$  ; son bord interne est échancré au tiers postérieur, en face du renflement que forme la surface articulaire à ce niveau ; les bords antérieur et postérieur sont presque parallèles, le dernier étant nettement ourlé ; le bord interne, qui longe le lunaire, est presque droit, alors qu'il prend généralement une forme en S allongé chez les Gravigrades. Sur la face externe, la surface articulaire pour le lunaire est un peu bombée, remarquablement haute, et forme un lobe postéro-inférieur qui s'infléchit pour regarder vers le bas et l'extérieur. La face inférieure porte trois facettes ; au milieu, la plus grande, destinée au trapézoïde, est triangulaire, large en avant, étreinte en arrière, où elle atteint presque le bord de l'os ; vers l'intérieur, une petite facette destinée au trapèze s'allonge d'avant en arrière et diffère par sa position de celle des Gravigrades classiques, où cette même facette émigre vers l'arrière et l'intérieur pour occuper la face mésiale du processus postéro-interne ; vers l'extérieur, la facette du magnum est unique (alors qu'elle est double chez les Mégathéridés et chez quelques Mégalongychidés pléistocènes) ; elle est fortement concave et limitée en arrière par une dépression qui la sépare du lobe postéro-inférieur de l'articulation lunaire.



Le lunaire offre beaucoup d'analogies avec celui d'*Hapalops*. L'exemplaire figuré (fig. 4 B) a 29,5 de large, 38 d'épaisseur et 34 de hauteur. Un autre exemplaire mesure 35, 43 et 41 pour les mêmes dimensions. Sur la face supérieure, la surface destinée au radius, bombée, peu oblique, se prolonge longuement en arrière. La face inférieure porte trois facettes ; au milieu, une bande étroite mal délimitée reçoit

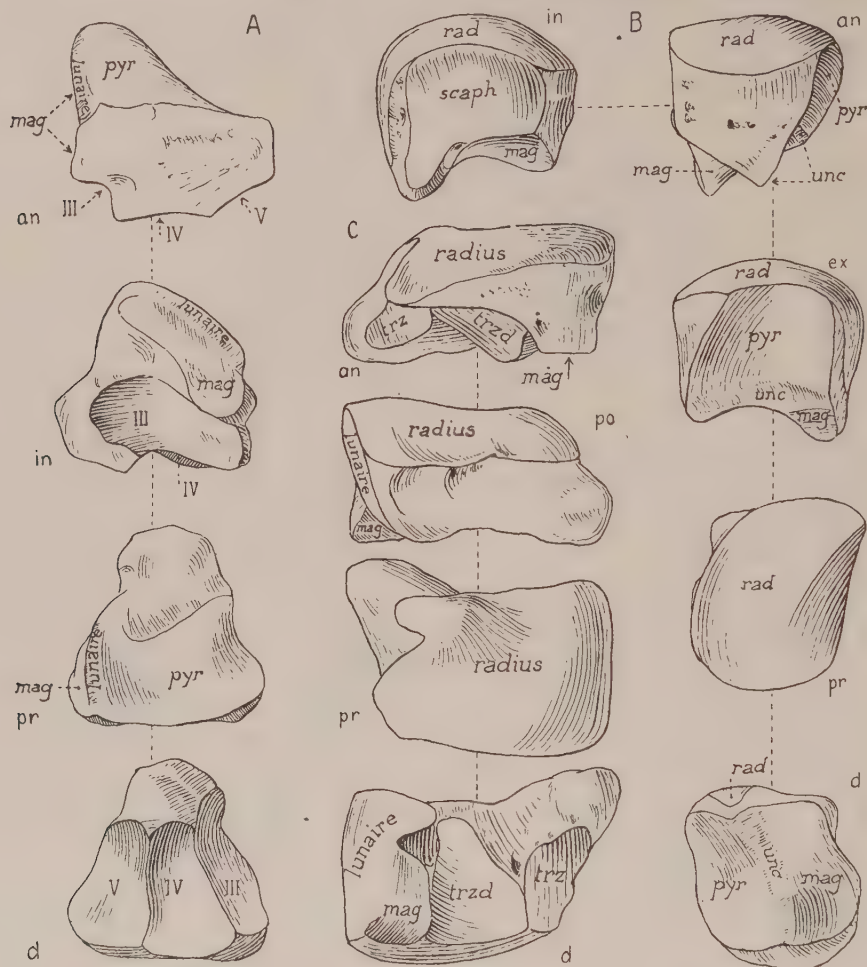


Fig. 4. — *Octodontotherium grande* Amegh., Coll. Tournouër, Deseado (Patagonie). Éléments du carpe gauche,  $\times 2/3$ .

A, unciforme ; B, lunaire ; C, scaphoïde. — Faces antérieures (an), postérieures (po), proximales (pr), distales (d), internes (in) et externes (ex).

l'unciforme ; à l'extérieur, une large facette concave, destinée au pyramidal, rejoint le bord supérieur de l'os et vient ainsi au contact de la surface articulaire radiale (contrairement à ce qui a lieu chez *Glossotherium*) ; vers l'intérieur, la facette pour le magnum est concave en avant et convexe en arrière. La face interne porte la surface concave pour le scaphoïde, parfaitement concordante avec la facette correspondante de ce dernier élément.

L'*unciiforme* (fig. 4 A) rappelle également celui d'*Hapalops*, en beaucoup plus puissant. Il atteint 40 de largeur, 39 de hauteur (parallèle à la surface dorsale) et 39 d'épaisseur (perpendiculaire à la même surface). La face inférieure reçoit les métacarpiens III, IV, V ; les facettes correspondantes sont concaves, surtout la première, qui devient franchement anguleuse ; c'est la même morphologie qu'on observe chez *Hapalops*, qui se distingue surtout par la réduction de la facette destinée au métacarpien V. Sur la face interne, la facette du magnum, étrécie en arrière, rappelle encore le même genre. La face supérieure porte une ample surface pour le pyramidal, courbée en hélice et très relevée du côté interne ; une bande mal délimitée marque le contact avec le lunaire.

Dans l'ensemble, ces diverses pièces du carpe s'éloignent franchement des formes classiques du Pléistocène. Elles s'accordent surtout par leur morphologie avec les Mégalonychidés du Miocène. Elles présentent cependant, surtout le scaphoïde, des particularités suffisantes pour caractériser le genre déséadien.

**Métapodes.** — Comme pièces compatibles avec les éléments précédents, j'ai sous les yeux des métacarpiens I (1 exemplaire), II (2 ex.), III (1 ex.) et des métatarsiens II (2 ex.) et IV (3 fragments). Ces pièces ne donnent pas une idée complète des métapodes d'*Octodontotherium*. On remarque cependant que, dans l'ensemble, ceux-ci sont plus allongés que chez *Glossotherium* ; ils portent des poulies distales bien développées et très obliques. Il n'est pas certain que le trapèze ait été soudé au métacarpien I ; l'articulation distale de celui-ci, plutôt mieux différenciée que chez *Glossotherium*, supportait sans doute un doigt complet. Le métatarsien II rappelle celui d'*Analcimorphus* (Scott, 1904, Pl. XLIX, fig. 3) ; le doigt correspondant était bien développé ; une petite facette, sur la face interne du même élément, indique la présence d'un métatarsien I. Le métatarsien IV est fort et porte une large articulation pour le métatarsien V. On voit donc que l'animal possédait cinq métapodes à chaque extrémité, mais on reste insuffisamment informé sur une possible réduction des doigts latéraux.

**Phalanges.** — Un certain nombre de phalanges appartiennent probablement à la même espèce. Comme de coutume, les phalanges proximales sont très courtes et supportaient à leur face inférieure des os sésamoïdes. Les phalanges moyennes sont assez étroites et rappellent les Mégalonychidés. Il en est de même des phalanges unguéales, fortement comprimées. Comme l'a remarqué Ameghino, ces dernières pièces sont souvent arquées latéralement ; elles ont généralement perdu leur gaine osseuse, mais quelques échantillons montrent que cette perte est accidentelle, comme on l'observe aussi chez les Mégalonychidés du Colhuéhuapien et du Santacruzien. Dans l'ensemble, les doigts paraissent petits par rapport à la tête.

*Orophodon hapaloides* Ameghino 1895.

Il s'agit d'une espèce plus rare que la précédente, et moins complètement connue. Elle est surtout illustrée par une branche mandibulaire adulte, munie des trois dernières dents. Sa détermination n'est pas douteuse, car les dents antérieures sont pratiquement identiques aux pièces isolées utilisées par Ameghino pour fonder son espèce, lesquelles proviennent du même gisement. Étant donné que le type de l'espèce est actuellement perdu, j'ai déjà proposé (Hoffstetter, 1954 *a*, légende de la figure 1, p. 162) de désigner la pièce en question comme néotype. Je rattache aussi à la même forme quelques dents isolées, et divers os des extrémités.

**Mandibule.** — La mandibule du néotype s'apparente clairement à celle des Gravigrades et rappelle, par sa morphologie, certains Mégalonychidés. La pièce est assez haute, un peu renflée sur sa face externe, avec un contour inférieur sinueux (fig. 5 F). Entre la dernière dent et la base du processus coronoïde, une large surface triangulaire subplane indique que la branche montante était écartée vers l'extérieur. La branche latérale du canal dentaire est importante ; elle s'ouvre sur le flanc externe de l'os au niveau du milieu de la dernière molaire. La hauteur et l'épaisseur de la pièce, mesurées entre  $M_3$  et  $M_4$ , sont respectivement de 44 et 24 mm.

**Dents inférieures.** — Les trois dents postérieures en place ( $M_2$ ,  $M_3$ ,  $M_4$ ) occupent une longueur de 60 mm ; il est pratiquement certain qu'il existait en outre une dent plus antérieure, à laquelle semble correspondre une pièce isolée. En supposant qu'il n'y avait pas de diastème, ce qui est probable, on peut estimer à 75 mm la longueur totale de la série dentaire inférieure. Les dents sont implantées presque verticalement.

$M_1$ . J'interprète ainsi une dent isolée (fig. 5 D), pratiquement identique au type figuré par Ameghino. Son fût est presque droit ; sa section, légèrement elliptique, mesure  $12,2 \times 11,1$ . L'usure se fait en deux facettes obliques, réunies en une arête tranchante qui correspond au grand axe de la section. L'une des facettes (antéro-externe) est presque plane, l'autre (postéro-interne) est légèrement concave dans le sens longitudinal. Au total la pièce ressemble beaucoup à une dent moyenne de *Cholæpus* et s'use de la même façon ; elle se distingue essentiellement par l'absence de vasodentine tendre qui, chez le dernier genre, provoque une profonde échancrure de l'arête de la dent. Cette dent, qui diffère de la suivante par sa section plus elliptique, me paraît une  $M_1$ . Il n'est cependant pas exclu que ce soit une simple variété de  $M_2$ .

$M_2$ , en place sur la mandibule, ressemble beaucoup à la précédente. Le fût, pratiquement cylindrique, mesure 48 mm de long et occupe l'alvéole jusqu'au



fond ; il n'est qu'à peine infléchi, avec un flanc externe légèrement convexe longitudinalement. La section mesure  $12 \times 11,3$ . L'usure se fait comme dans la dent précédente, avec cependant une surface postéro-interne un peu plus concave. Il est remarquable que l'arête formée par les deux facettes soit, non pas transversale, mais presque parallèle à l'axe de la branche mandibulaire, sans qu'on puisse rendre compte de cette disposition par une rotation *post mortem* de la dent dans son alvéole ; elle est en effet étroitement enfermée dans cette cavité osseuse,

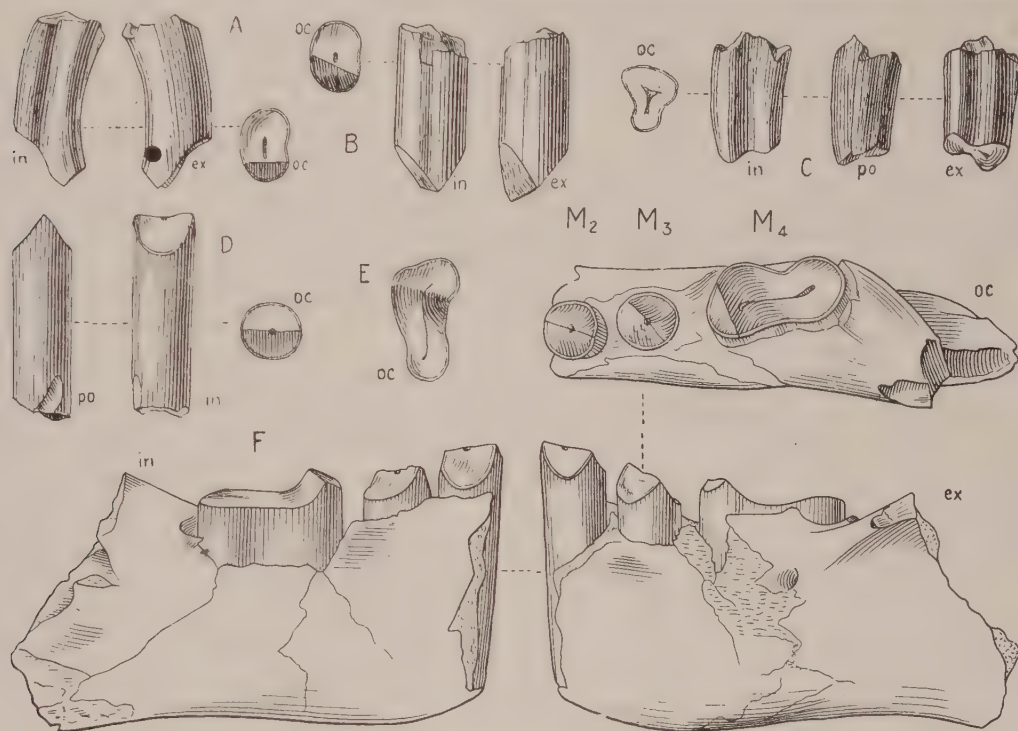


Fig. 5. — *Orophodon hapaloides* Amegh., Coll. Tournouër, Deseado (Patagonie).

A, M<sup>2</sup> droite ; B, M<sup>3</sup> gauche ; C, M<sup>3</sup> droite ; D, M<sub>1</sub> gauche ; E, M<sub>4</sub> droite ; F, branche mandibulaire gauche, *néotype* ;  $\times 2/3$ . — Faces externes (ex), internes (in), occlusales (oc) et postérieures (po).

sans espace périphérique, et sa légère flexion longitudinale lui interdit tout mouvement autour de son axe.

M<sub>3</sub>, un peu plus forte, a encore la même morphologie ; sa section mesure  $12,5 \times 12,1$ . L'usure se fait de la même façon, mais l'arête forme ici un angle d'environ  $45^\circ$  avec l'axe de la branche mandibulaire. La facette antérieure est un peu endommagée ; la postéro-interne est assez fortement concave.

M<sub>4</sub> est bilobée, mais les deux lobes sont séparés par un simple étranglement et non par un isthme. Le lobe antérieur est très élargi ; il porte une ébauche de sillon sur son flanc antéro-interne. Le lobe postérieur est arrondi et déjeté vers l'intérieur. L'usure dessine une arête presque transversale située au septième antérieur ;

en avant, la surface forme un petit méplat oblique ; en arrière, une forte concavité mène à une surface d'abrasion presque plane, qui occupe environ les 2/3 de la dent. La dentine vasculaire forme une tache filiforme en S très allongé, légèrement renflé aux deux extrémités, mais non bifurqué. La dent mesure 28,1 d'avant en arrière ; sa largeur atteint 14,8 au lobe antérieur, 10 à l'étranglement et 11,6 au lobe postérieur.

Une autre  $M_4$ , isolée, appartient à un jeune et sa forme est encore tronconique. Elle a les mêmes caractéristiques (fig. 5 E). La surface d'usure répond aux dimensions suivantes, mesurées comme précédemment : 23 ; 12,3 ; 7,5 ; 8,6. Ces quatre chiffres s'élèvent respectivement à 24,5 ; 13 ; 7,5 ; 8,8 à une distance de 1 cm au-dessous de la surface.

**Dents supérieures.** — Aucune série supérieure n'a été trouvée. D'après les surfaces d'usure inférieures, on doit s'attendre à trouver sur le maxillaire quatre dents simples et une cinquième bilobée ; la première doit être usée en biseau, les trois suivantes en forme de toit, et la dernière subplane. Quelques pièces isolées semblent représenter  $M^2$ ,  $M^3$  et  $M^5$  de cette espèce.

$M^2$  (fig. 5 A) présente un fût courbé, convexe en avant. Sa section est réniforme, avec un léger sillon interne, et mesure  $13 \times 10,1$ . Ces dimensions s'élèvent à  $13,7 \times 10,2$  au niveau du sommet de la cavité pulpaire, ce qui indique une pièce subadulte. L'usure forme deux facettes, séparées par une arête transversale un peu oblique ; la facette antérieure est longue et concave ; la postérieure ne constitue qu'un petit méplat.

$M^3$  (ou peut-être  $M^4$  ?) (fig. 5 B) est représentée par une pièce adulte. Le fût est droit ; il porte l'indication d'un sillon interne ; la section est légèrement réniforme et mesure  $13,8 \times 11,1$ . Les deux facettes d'usure, inégales, forment une arête transversale oblique.

$M^5$  est représentée par une dent jeune (fig. 5 C), qui est pratiquement identique à la pièce homologue de *O. grande*, mais plus petite. Le fût est courbé, donnant à la dent une légère concavité en arrière et du côté que j'interprète comme externe. La dent est formée de deux lobes très inégaux. La dentine vasculaire forme une tache en étoile triangulaire. La surface d'usure mesure 13 mm d'avant en arrière, 11,3 de large au niveau du lobe antérieur et 6 au niveau du postérieur ; ces trois chiffres s'élèvent à 15,2, 12,8 et 6,5 à 2 cm de la surface d'usure.

**Astragale.** — La collection Tournouër contient un intéressant astragale (fig. 6), pratiquement complet, mais dont la surface partiellement écaillée ne permet pas de délimiter en toute sécurité les facettes articulaires. Sa morphologie est en tous points comparable à celle du type de *Proplatyarthrus longipes* Ameghino (1905 a, fig. 69, p. 59), du sommet du Mustersien, mais la pièce déséadienne est d'un tiers plus forte.

Trouvée isolément, une telle pièce devrait être rattachée au genre *Proplatyarthrus*, dont elle indiquerait la présence dans le Déséadien. Mais il y a lieu de tenir compte des autres restes du même gisement.

Remarquons d'abord qu'Ameghino (1895, p. 58) a apparemment observé des pièces déséadiennes semblables à celle que nous considérons. En dehors des astragales attribués ici à *Octodontotherium*, il en a récolté d'autres qu'il décrit ainsi : « Les plus petits et les moyens ressemblent à ceux des *Megalonychidae* et des *Ortotheridae*, mais s'en distinguent par la partie antérieure qui porte la surface pour le naviculaire ; cette partie est moins portée en dedans et beaucoup plus prolongée et séparée par un col bien défini constituant ainsi une véritable tête articulaire. Il est probable que ces caractères correspondent à la famille des *Orophodontidae* » (qui, pour Ameghino, ne comprenait que le genre *Orophodon*). Cette description s'accorde avec la pièce figurée ici, et l'on peut s'étonner que Ameghino n'ait pas, par la suite, effectué un rapprochement avec son *Pro-*

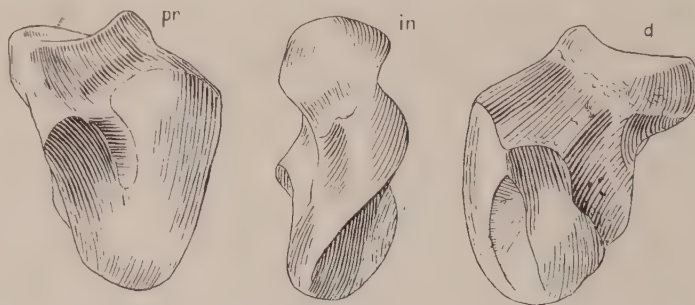


Fig. 6. — *Orophodon hapaloides* Amegh., Coll. Tournouër, Deseado (Patagonie). Astragale droit, faces proximale, interne et distale,  $\times 2/3$ .

*platyarthrus*. Il s'agit donc d'un type d'astragale qui, sans être commun, ne paraît pas très rare dans le Déséadien. Dès lors, apparaît une probabilité statistique raisonnable pour qu'il corresponde à l'un des types de dents rencontrés dans le même gisement. La pièce diffère par trop de celle des Mégalonychidés et elle est beaucoup trop puissante pour se rapporter à « *Hapalops* » *antistis* ; cette dernière espèce, sans doute extrêmement rare, ne paraît pas représentée dans les récoltes de Tournouër. La même pièce est un peu faible pour *Orophodon hapaloides*, puisque sa longueur totale ne représente que 73 p. 100 de la longueur calculée de la série dentaire inférieure de cette espèce ; cependant, là encore, le rapport n'a rien de rigoureux, puisqu'il s'agit sans doute de deux individus distincts ; et l'on peut admettre, comme nous avons été amené à le supposer pour *Octodontotherium*, que *Orophodon* avait une tête relativement puissante. D'autre part, il serait vraiment étrange que le gisement du Déséadien contint deux Édentés aberrants, l'un, *Orophodon*, représenté seulement par des dents, l'autre, *Proplatyarthrus*, dont les seuls astragales se seraient fossilisés. Il est hautement probable que dents et astragales appartiennent à *Orophodon hapaloides*, comme Ameghino l'avait pressenti en 1895.

On retrouve dans la pièce étudiée toutes les caractéristiques déjà relevées chez *Proplatyarthrus longipes* : aspect général rappelant les Mégalonychidés miocènes,



mais forme plus étirée d'avant en arrière et plus déprimée, quelque peu comparable à celle de l'astragale d'*Acratocnus* ; surface articulaire tibiale allongée et étreécie en arrière ; les deux condyles au même niveau ; tête articulaire très grande, portée par un col bien marqué ; les deux facettes calcanéennes séparées par un sillon plus large que chez les Gravigrades classiques.

Les dimensions sont les suivantes :

Longueur antéro-postérieure.....	55
— maxima (oblique) .....	59
Largeur maxima (oblique) .....	45,5
Hauteur proximo-distale .....	24 <sup>+</sup>
Largeur de la tête articulaire .....	28,7
Hauteur de la tête articulaire .....	19 <sup>+</sup>
Largeur de l'articulation tibiale (perpendiculaire à la facette péronéale)....	32,6
Longueur du condyle externe .....	41

Ces dimensions surpassent celles qu'indique le schéma de *Pr. longipes* donné par Ameghino, et le rapport est voisin de 1,3 pour chacune d'elles. Il s'agit apparemment de deux espèces distinctes, l'une du Mustérien supérieur, l'autre du Déséadien. Il est possible qu'elles appartiennent à un même genre (ce qui ferait tomber *Proplatyarthus* Ameghino 1905 dans la synonymie de *Orophodon* Amegh. 1895), ou à deux genres voisins. Ce point ne pourra être tranché que lorsqu'on connaîtra la denture de *Proplatyarthus longipes*.

**Métapodes et phalanges.** — Des métacarpiens III (1 exemplaire), II (1 ex.) et peut-être un métapode I de la collection étudiée se distinguent des pièces correspondantes de *O. grande* par une taille plus faible, et appartiennent vraisemblablement à *Orophodon hapaloides*.

Il en est de même de diverses phalanges, qui, outre leurs dimensions plus réduites, indiquent des doigts plus comprimés que dans l'espèce précédente.

### Éléments de cuirasses dermiques

(*Palæopeltis inornatus* Ameghino 1895.)

La collection Tournouër contient une vingtaine de plaques dermiques, qui répondent à la diagnose de *Palæopeltis inornatus*, et dont certaines ont été figurées par Gaudry (1908, fig. 71, p. 17). Leur forme et leur taille varient considérablement ; on peut cependant y distinguer trois groupes :

1<sup>o</sup> Les plus nombreuses ont une épaisseur voisine de 16 mm, variant de 14 à 18,2, qui semble indépendante de leur taille. Elles ont généralement la forme d'un

hexagone irrégulier, mais certaines sont subrectangulaires. Elles mesurent de 38 à 87 de long sur 23 à 52 de large. Tous les bords sont fortement indentés, mais l'union des plaques ne paraît pas aussi ferme que celle que décrit Simpson chez *Palæopeltis tesseratus*. Ce sont évidemment des pièces de boucliers fixes, provenant d'un animal puissant.

La face interne est subplané ; l'os y apparaît formé d'une sorte de feutrage de fibres enchevêtrées ; les perforations vasculaires, toutes de taille réduite, sont très irrégulièrement disposées. L'une de ces plaques (pièce de droite de la figure 71 A de Gaudry 1908) porte sur cette face un sillon longitudinal, large de près de 3 cm, dont le fond très irrégulier indique l'insertion d'une neurépine vertébrale ; il est à remarquer que cette empreinte longe la séparation des deux plaques ; elle indique donc que, dans la région axiale, les éléments de la carapace n'étaient pas disposés symétriquement par rapport à leur support vertébral. En outre, il convient de rappeler ici que, chez les Glyptodontes, les plaques de la région pelvienne s'attachent aux neurépines du sacrum par un relief vigoureux porté par leur face interne ; cette disposition s'oppose à celle de *Palæopeltis*, où l'insertion correspond à un évidemment de la même face interne.

La face externe des plaques de *Palæopeltis* est parfois plane, parfois légèrement bombée. Elle porte de nombreuses perforations vasculaires irrégulières. Chaque plaque osseuse supportait une écaille cornée de même forme, comme chez certains Tatous [*Priodontini*, *Chlamytheriinae* (1)] ; il n'y avait pas d'écailles intercalaires. En général, la coïncidence de l'écaille et de son support était parfaite, et les limites de la première sont indiquées par une légère dépression périphérique sur la plaque (voir Gaudry 1908, fig. 71 C-D). Mais il apparaissait parfois un léger décalage entre les éléments cornés et osseux de la carapace ; on observe alors, au long de deux ou trois bords de la plaque osseuse, un sillon d'environ 3 mm de large, dont les bords sont un peu surélevés (voir Gaudry 1908, fig. 71 A-B) : il n'est donc pas tout à fait exact de dire, comme on l'a fait jusqu'ici, que les plaques de *P. inornatus* sont totalement dépourvues d'ornementation. Je n'ai observé, dans les sillons, aucune fossette destinée aux follicules pileux.

2° Une autre plaque n'atteint que 11 mm d'épaisseur et 35 × 29 de diamètre. Son ornementation consiste seulement en perforations vasculaires. Ses dimensions sont comparables à celles du type de *P. tesseratus*, et elle paraît appartenir à une espèce distincte de celle des plaques précédentes, car je ne connais pas d'intermédiaire.

3° Enfin trois pièces correspondent aux plaques semi-mobiles déjà décrites par

(1) La nomenclature utilisée dans le texte est celle de G.-G. Simpson (1945). Un travail récent de C. de Paula Couto (*Min. Agric., Dep. Nac. Prod. Min., Div. Geol. Min., Notas prel. Est.*, n° 80, Rio de Janeiro, 1954) vient de montrer que *Chlamytherium* Lund 1839, err. typ. = *Chlamydotherium* Lund 1839 nec Bronn 1838 doit être remplacé par *Pampatherium* Ameghino 1875. De sorte que la sous-famille correspondante doit recevoir le nom de *Pampatheriinae* Paula Couto 1954 = *Chlamytheriinae* Hay 1930.

Ameghino. Elles sont grossièrement rectangulaires et mesurent environ 50 de long sur 30 de large ; leur épaisseur, qui atteint au centre 9 à 10 mm, est du même ordre que celle de la petite plaque précédente. Les bords latéraux portent des indentations ; par contre, les plaques ne semblent pas s'articuler en avant et en arrière, où leurs bords restent libres ; il n'y a cependant pas de surface de glissement différenciée. La surface supérieure s'élève légèrement en un bombement axial sur ses deux tiers postérieurs ; elle porte de nombreuses perforations vasculaires, qui dessinent souvent de petites vermiculations.

Ces plaques semblent avoir constitué des ceintures contiguës ou à peine imbriquées, peu mobiles entre elles. Leurs éléments diffèrent à la fois de ceux des Glyptodontes et de ceux des Tatous ; ils offrent cependant quelque analogie avec certaines pièces de la cuirasse dermique de *Machlydotherium asperum* Ameghino, du Mustersien, qui est généralement interprété comme un Chamythériné incertain.

Ce type particulier de cuirasse paraît associé dans les récoltes avec les dents et les os d'*Orophodon* et d'*Octodontotherium*. Par ailleurs, on ne connaît, dans le même gisement, aucune autre pièce squelettique susceptible d'en être rapprochée. L'opinion de Gaudry est donc légitime, et ces plaques osseuses semblent bien indiquer la présence d'une cuirasse dermique chez ces curieux animaux, à squelette de Gravigrades ; mais la solution définitive du problème posé ne pourra être apportée que par la trouvaille d'associations contrôlables ou par l'étude des neurépines vertébrales.

On remarquera cependant que, comme les dents et les os, les plaques dermiques, qui sont évidemment très variables quant à leur forme chez un même individu, se laissent diviser en deux ensembles d'après leur épaisseur. Elles indiquent, elles aussi, une espèce forte relativement commune, et une autre plus rare, de taille plus modeste. On peut donc, avec une sérieuse probabilité, attribuer celles du groupe 1 à *Octodontotherium grande*, et celles des groupes 2 et 3 à *Orophodon hapaloides*. Il faut remarquer que toutes les plaques semi-mobiles trouvées jusqu'à présent, aussi bien par Ameghino que par Tournouër, ont des dimensions assez uniformes, avec une épaisseur au plus égale à 10 mm, de sorte qu'elles semblent toutes appartenir à la seconde espèce. Soulignons cependant le caractère provisoire de cette attribution : il ne serait pas impossible que la carapace d'*Octodontotherium* comportât des éléments fixes épais et des plaques semi-mobiles plus minces. On remarquera d'ailleurs que l'allongement de l'astragale attribué à *Orophodon* s'accorde mal avec la présence d'une lourde cuirasse ; par contre, la coexistence, dans le Mustersien, d'un astragale comparable (*Proplatyarthrus*) et d'éléments de carapace (*Palæopeltis tessaratus*) parle en faveur d'une association. Seules, de nouvelles trouvailles permettront peut-être d'élucider définitivement cette question difficile.



**Position systématique des genres *Orophodon* et *Octodontotherium*.**

Les genres déséadiens s'accordent avec les *Cingulata* par leur structure dentaire et la présence d'une carapace, encore que celle-ci soit d'un type particulier. Par contre, leurs caractères ostéologiques, comme aussi le nombre et la morphologie de leurs dents, les éloignent catégoriquement des Tatous et Glyptodontes, pour les rapprocher des Gravigrades.

Dès 1931, L. Kraglievich a supposé qu'ils pourraient constituer un groupe intermédiaire, les *Orophodontia*, qui aurait le rang d'infra-ordre dans la conception actuelle. Il ne me semble pas opportun de suivre cette suggestion. En effet, la coupure entre les formes considérées et les Gravigrades est évidemment beaucoup moins profonde que celle qui les sépare des Tatous.

Le groupe étudié apparaît comme un rameau latéral, allié aux Gravigrades, et séparé de la souche de ces derniers à un stade où les dents avaient encore une structure dasypodoïde (c'est-à-dire avant que se soit développé un gros noyau de vasodentine) et où la peau conservait une forte faculté ostéogène (dont un souvenir se manifeste jusque chez des formes terminales de Gravigrades, comme *Myodon*, *Glossotherium*, *Lestodon*, *Nothrotherium* s. s. et *Ocnopus*).

Il semble donc légitime de réunir ces formes aberrantes à l'infra-ordre des *Tardigrada*. Mais il faut reconnaître que leurs caractères distinctifs sont plus significatifs que ceux qui séparent les Gravigrades des Paresseux. Et donc, puisque ces deux derniers groupes sont généralement admis comme des superfamilles, on est conduit à accepter une superfamille des *Orophodontoidea* (ce nom a été proposé dans une tout autre acception par Kraglievich et Rivas en 1951, mais son sort est forcément lié à celui de l'authentique *Orophodon*). Ces Orophodontoïdes sont, si l'on préfère, des Paragravigrades, détachés précocement du tronc d'origine des Tardigrades.

Les deux genres constituants se distinguent essentiellement l'un de l'autre par la morphologie des dents et de l'astragale, peut-être aussi par celle de la carapace ; et il est probable qu'une meilleure connaissance du squelette mettra en évidence d'autres traits distinctifs. Il est possible qu'ils représentent des familles propres. Cependant, on ne peut oublier l'énorme diversification qui affecte les familles de Gravigrades, celle des Mylodontidés, par exemple, et plus encore celle des Mégalo-nychidés. De sorte que je crois plus prudent de considérer les deux genres déséadiens comme les types respectifs de deux sous-familles, les *Orophodontinæ* et les *Octodontotheriinae* que j'ai proposées en 1954.

L'ensemble constitue la famille des *Orophodontidae* Amegh. 1895, dont on peut compléter la diagnose sous la forme suivante :

1° Dents constituées par une grosse masse de dentine compacte, recouverte par une mince couche de ciment, et entourant un noyau très réduit, d'égale dureté,

formé de dentine vasculaire (probablement ostéodentine). Cette structure rappelle celle des *Cingulata* et s'oppose à celle des Gravigrades et des Paresseux.

2° Formule dentaire 5/4, semblable à celle des Gravigrades et des Paresseux. Dents antérieures simples, usées en deux facettes obliques réunies par une arête tranchante. Dents postérieures bilobées, broyeuses. M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup> fortement courbées, convexes en avant ; les autres dents à fût droit ou faiblement arqué dans le sens transversal.

3° Ostéologie s'accordant, dans tous les éléments connus, avec le type Gravigrade. En particulier, l'astragale s'appuie sur le cuboïde et sa trochlée tibiale est fortement asymétrique. Les doigts et les griffes, très comprimés, rappellent les Mégalonychidés.

4° Présence probable d'une carapace dermique, d'un style particulier (*Palæopeltis*), comprenant au moins un bouclier fixe et parfois des ceintures semi-mobiles, non imbriquées. Les plaques n'ont pratiquement pas d'ornementation, sauf des ponctuations vasculaires ; il n'y a pas en général de follicules pileux. Chaque plaque supportait une grande écaille cornée de même forme, sans différenciation d'écailles intercalaires.

#### Extension géographique et stratigraphique des *Orophodontoidea*.

Les Orophodontidés ne sont encore connus qu'en Patagonie. Il est toutefois vraisemblable qu'ils ont pu s'étendre plus au nord, dans la zone tropicale sud-américaine. A cet égard, il serait intéressant d'obtenir davantage de renseignements sur la faune Chaparral, de Colombie, dont l'âge équivaut au Déséadien. R. A. Stirton (1946, p. 332 et Pl. LXXXV, fig. 16-17 ; 1953, p. 609) y a signalé un Gravigrade, plus grand que *Hapalops*, mais qui n'est connu que par une partie distale de métapode et un fragment de molaire. D'après la figure, la structure de cette dernière paraît s'accorder avec celle des Orophodontidés, et l'âge géologique parlerait en faveur du même rapprochement.

Les Orophodontinés étaient sans doute présents en Patagonie dès le Mustérien. On connaît d'une part, dans la partie supérieure de cet étage, l'astragale type de *Proplatyarthrus longipes*, qui est presque identique, morphologiquement, à celui que j'attribue à *Orophodon hapaloides* ; sa taille plus faible indique sans doute une espèce distincte ; il faut attendre la découverte des dents pour établir si celle-ci appartient à un genre particulier, ou s'il s'agit déjà d'un *Orophodon*. D'autre part, la même formation a fourni les plaques dermiques désignées sous le nom de *Palæopeltis tesseratus*, qui rappellent celles du Déséadien ; il n'est pas impossible qu'elles correspondent à la carapace de *Pr. longipes*. Enfin, il faut noter que F. Ameghino (1903, p. 49 du tiré à part) signale, dans la faune à *Notostylops*

(Éocène), la présence d'Orophodontidés, représentés par ? *Orophodon hapaloides*; la même indication est maintenue dans un tableau ultérieur (Ameghino, 1906, p. 495), où les Orophodontidés apparaissent dans la partie supérieure de l'Astraponotien (= Mustersien). L'auteur ne donne aucune explication à ce sujet; mais, étant donné que *Orophodon* ne lui était connu que par des dents, on est en droit de se demander s'il n'a pas observé quelques débris de pièces analogues dans le Mustersien; à moins qu'il n'ait finalement supposé une parenté entre le dernier genre et *Proplatyarthrus*? Quoi qu'il en soit, il y a là un faisceau d'indications qui tendent à prouver l'existence des Orophodontinés dans l'Éocène supérieur.

La sous-famille est mieux représentée dans le Déséadien, où cependant *O. hapaloides* ne paraît pas abondant. Elle s'éteint apparemment à la fin de l'étage.

Les Octodontotherinés n'ont encore livré aucun reste éocène. Ils apparaissent brusquement au Déséadien, avec *Octodontotherium grande*, qui semble beaucoup moins rare que l'espèce précédente. Aucune pièce de la collection Tournouër n'atteint les dimensions des dents sur lesquelles Ameghino a créé *O. crassidens*. Il m'est donc difficile de décider si cette dernière espèce est valable, ou si elle représente des individus exceptionnellement puissants de *O. grande*. Rappelons cependant que, dans la description précédente, la présence de deux types de M<sup>3</sup> m'a conduit à supposer la possible coexistence de deux formes assez puissantes.

Selon Ameghino, le genre aurait persisté au Colhuéhuapien (Oligocène supérieur). Cet auteur (1902 b, p. 65 du tiré à part) signale en effet, dans les couches à *Colpodon*, des astragales et des phalanges unguéales, indiquant des animaux aussi forts que les *Scelidotherium* pampéens, et qu'il attribue à *Octodontotherium* à cause de leur analogie avec des pièces déséadiennes. Un certain doute subsiste, puisque, jusque-là, Ameghino ne reconnaissait dans le Déséadien aucune pièce squelettique susceptible d'être attribuée à ce genre, et qu'il ne figure pas les échantillons qu'il a en vue. Bien qu'assez abondantes, les récoltes de Tournouër à Colhué Huapi n'apportent aucune lumière sur ce point; elles ne contiennent que des Gravigrades de taille modeste, qui se rattachent aux Mégalonychidés. De sorte que la persistance d'*Octodontotherium* dans l'Oligocène supérieur — de toute façon discrète — demande encore une confirmation.

Je ne rappellerai que pour mémoire une autre indication concernant la prétendue présence du même genre dans le Mésopotamien (Miocène supérieur) du Paraná. Il s'agit d'une dent à laquelle Ameghino a attribué en 1886 le nom de *Chlamydothierium ? extremum*, et qu'il a figurée plus tard (Amegh. 1889, Pl. XL, fig. 15); à partir de 1895, l'auteur la rattache avec doute au genre *Octodontotherium*, et c'est sur cette base qu'il inclut ce genre dans ses listes successives de la faune mésopotamienne. En fait, comme l'a montré L. Kraglievich (1934, p. 337-338 des *Obras completas*, t. III), il s'agit d'une dent de Mylodontidé, pourvue d'un gros noyau central de vasodentine.



En résumé, les Orophodontidés n'ont connu qu'une brève existence. Leur disparition a suivi de très près leur apogée déséadien. Tout au plus, quelques survivants ont pu atteindre l'Oligocène supérieur.

*Remarque.* — Cette dernière conclusion, qui consiste à considérer les Paragravigrades comme un rameau latéral, éteint sans descendance avant le Miocène, est celle qui s'accorde au mieux avec les faits actuellement connus.

On doit cependant reconnaître de troublantes analogies entre les tendances évolutives de ce groupe et celles des Mylodontinés, notamment dans la morphologie dentaire et dans celle de l'astragale. On remarquera aussi que l'origine des Mylodontinés n'est pas encore claire. Les formes santacruziennes, telles que *Nematherium* et *Analcitherium*, considérées comme ancestrales, semblent plutôt annoncer les Scélidothérinés, bien que la facette cuboïdienne de l'astragale ne soit pas encore concave. Les Mylodontinés proprement dits sont remarquables à plus d'un titre : *a.* Les formes pléistocènes présentent toutes des ossicules dermiques (lesquels ont été signalés aussi chez deux Mégalonychidés brésiliens, d'après une indication de Lund qui requerrait une confirmation) ; *b.* Le sacrum, qui ne dépasse pas six vertèbres chez les autres Gravigrades (inclus les Scélidothérinés), en englobe ici jusqu'à dix ; *c.* Les membres sont remarquablement lourds et trapus, plus que chez aucun autre groupe de Gravigrades. Ces quelques traits paraissent concorder pour suggérer une origine particulière des Mylodontinés, à partir de formes cuirassées.

Bien entendu, il n'est pas question de supposer une filiation directe à partir d'*Octodontotherium*, déjà plus spécialisé que les Mylodontinés terminaux en ce qui concerne la bilobation des dents. Mais il n'est pas impossible que ces derniers proviennent de quelque Paragravigrade encore inconnu. Une telle hypothèse est encore trop fragile pour qu'on puisse l'envisager actuellement. Elle est formulée ici pour attirer l'attention sur une possibilité, à laquelle de futures recherches, portant sur les faunes anciennes intertropicales, pourraient apporter quelque base.

#### **Le genre *Machlydotherium*, un Tatou aberrant ou un Paragravigrade ?**

Les formes précédentes sont les seules qu'on puisse classer avec quelque certitude dans les *Orophontoidea*. Mais il peut être intéressant de relever ici diverses analogies présentées par un genre éocène, *Machlydotherium* Ameghino 1902, également de Patagonie, mais qui n'est malheureusement connu que d'une manière très fragmentaire.

Classé par son auteur dans les Chlamydothéridés, le genre est encore maintenu avec réserves dans ce groupe, qui est devenu une sous-famille (Chlamytherinés ou Pampathérinés) des Dasypodidés. Cependant Simpson (1945, note 3, p. 73)

remarque que « son appartenance à cette sous-famille est très incertaine ». Un peu plus tard, ce dernier auteur (1948, p. 76) indique que le genre « seems to resemble *Procutatus* most closely among Santa Cruz forms, although the very inadequate evidence suggests a closer and to that extent somewhat anomalous resemblance to the still later chlamytheres ».

Le géotype, *M. asperum* Amegh. 1902, est du Mustersien. L'espèce a été établie sur un ensemble de plaques dermiques, qui pourraient appartenir à un même individu, et que Simpson (1948, Pl. VIII, fig. 1) a figurées pour la première fois. Elles rappellent en gros celles des Chlamythères du Mio-Pléistocène, mais les plaques des ceintures mobiles n'ont qu'une faible surface de glissement, mal différenciée et toujours rugueuse. On ne peut manquer de trouver aussi une certaine ressemblance entre *Machlydotherium* et *Palæopeltis* : dans les deux cas, il s'agit de grandes plaques épaisses, pourvues de nombreuses ponctuations ; on y distingue des plaques rectangulaires mobiles ou semi-mobiles, et aussi des plaques fixes qui peuvent acquérir une morphologie particulière lorsqu'elles occupent une position marginale sur le bouclier. Cependant, d'après la description de G. G. Simpson, *M. asperum* se distingue par des caractères qu'on peut considérer comme dasypodoïdes : les plaques fixes portent habituellement quelques aires correspondant à des écailles accessoires antérieures ; sur les plaques mobiles, on observe un ou deux grands follicules en avant de l'aire principale ; enfin, ces dernières pièces portent une surface d'imbrication, mal différenciée, mais beaucoup mieux marquée que chez *Palæopeltis*.

Une dent isolée a été attribuée par Ameghino à *M. asperum*. Selon Simpson (1948, p. 77), elle « est étonnamment similaire aux dents des Chlamythères plio-pléistocènes ; la section transversale est semblablement allongée, avec deux grands lobes terminaux, séparés par un lobe médian plus étroit et moins nettement distinct ». Cette dent n'a pas encore été figurée. Mais le Dr Simpson a bien voulu m'en communiquer un schéma (fig. 7) qu'il m'a aimablement autorisé à publier. On remarquera que là encore, sans pouvoir nier une analogie évidente avec les Chlamythères, on relève aussi une certaine similitude avec les Orophodontidés ; il semble même que la surface d'usure, avec un méplat oblique en avant, est assez semblable à celle de  $M_4$  d'*Orophodon*, tandis qu'elle est presque plane chez les Chlamythères.

Les autres espèces du genre sont mal connues. Sauf un schéma donné par G. G. Simpson (1948, fig. 10 C), aucune figure n'a été publiée. *M. sparsum* Amegh. 1902, du Casamayorien supérieur, n'est guère distinct du précédent ; on peut peut-être lui rapporter deux plaques mobiles incomplètes, du Casamayorien de Cerro Negro (Coll. Tournouër, Muséum Paléontologie, 1903-24), qui

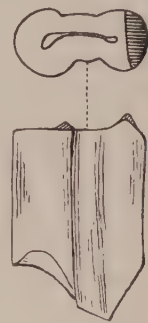


Fig. 7. — Dent attribuée à *Machlydotherium asperum* par Ameghino, gr. nat. D'après des mesures et un dessin à main levée de l'original, effectués par le Dr G. G. Simpson.

se distinguent de celles de *M. asperum* par l'absence de follicules et par une figure centrale plus vigoureuse ? *M. intortum* Amegh. 1902, du Mustersien, est fondé sur des plaques dont la forme particulière peut être expliquée par une position spéciale (mais indéterminée) dans la carapace ; finalement *M. atrum* Amegh. 1902, du Mustersien, est apparemment une espèce plus petite dont les plaques portent trois ou quatre grands follicules centraux et quelques-uns plus petits en arrière.

Il est difficile d'assigner à ce curieux genre une position systématique.

Si on le maintient parmi les Tatous — ce qui est actuellement le plus prudent, — il faut lui reconnaître une position aberrante. Il ne semble pas possible, en tout cas, de le considérer comme un ancêtre des Chlamythères (ou de tout autre Tatou post-oligocène). On sait, en effet, que les Dasypodidés les plus anciens possédaient une carapace dont une large proportion était formée de plaques imbriquées, avec une surface de glissement antérieure bien différenciée. Si donc *Machlydothorium* dérive de formes semblables, ses ceintures mobiles auraient subi une dédifférenciation, qu'on ne retrouve pas chez les formes postérieures. Il apparaîtrait alors comme un rameau latéral, éteint sans descendance à la fin de l'Éocène.

Cependant, on ne peut oublier que ses caractères connus rappellent à la fois ceux des Tatous et des Paragravigrades. La découverte d'éléments squelettiques, seule, permettra de décider dans lequel des deux groupes doit être rangé *Machlydothorium*.



## CONCLUSIONS

### PHYLOGÉNIE DES ÉDENTÉS XÉNARTHRES

La présence, chez les Paragravigrades, de nombreux caractères de Gravigrades associés à quelques traits dasypodoïdes apparaît très significative. Elle oblige à réunir les deux premiers groupes, et à leur supposer des ancêtres communs (proto-Tardigrades), proches parents des Tatous. Elle nous renseigne aussi sur les caractères probables des proto-Xénarthres, encore inconnus. Il en découle un renforcement singulier de l'hypothèse, déjà formulée, selon laquelle la souche des Xénarthres appartiendrait au tronc des *Dasypodoidea*, de sorte que les Tatous, malgré leur aspect aberrant, représenteraient le groupe axial du sous-ordre.

La phylogénie des Xénarthres, dans l'état actuel de nos connaissances, apparaît conforme au tableau de la figure 8.

D'après les travaux classiques, et surtout ceux de G. G. Simpson (1931, 1938), on admet que les Xénarthres dériveraient, probablement au Paléocène inférieur, de Paléanodontes archaïques (pré-Métacheiromyidés). La différenciation de la branche néotropicale porte essentiellement sur l'acquisition de la xénarthrie, l'union de l'ischion avec les vertèbres caudales antérieures (elles-mêmes ankylosées avec le sacrum), et probablement aussi la présence d'ossifications dermiques (sans doute disjointes à l'origine).

Ces formes ancestrales semblent avoir acquis très tôt une main fouisseuse de type étroit (susceptible d'être utilisée par certains de leurs descendants comme une préadaptation pour la vie arboricole). Affectées d'une remarquable dégénérescence dentaire, elles se nourrissaient probablement, comme beaucoup de Tatous actuels, d'insectes et d'autres petits animaux, voire même de viande putréfiée.

A partir de cette souche, trois branches majeures présentent une séparation précoce et peuvent être admises comme infra-ordres.

I. *Cingulata*. — Le groupe axial est constitué par les Tatous (*Dasypodoidea*), qui conservent au maximum les caractères primitifs du groupe (voir Simpson, 1948, p. 81-89, description d'*Utaetus*). La carapace acquiert un style caractéristique, avec des ceintures dorsales imbriquées, tandis que la tête, la région pelvienne et, plus tard, la région scapulaire sont protégées par des boucliers fixes. Les articulations xénarthrales sont fortement développées et paraissent liées à la

possibilité, pour l'animal, de se rouler en boule. L'aptitude à fouir est toujours très marquée. L'alimentation primitive est conservée jusqu'à nos jours par certaines formes ; des rameaux s'orientent vers un régime plus strictement insectivore

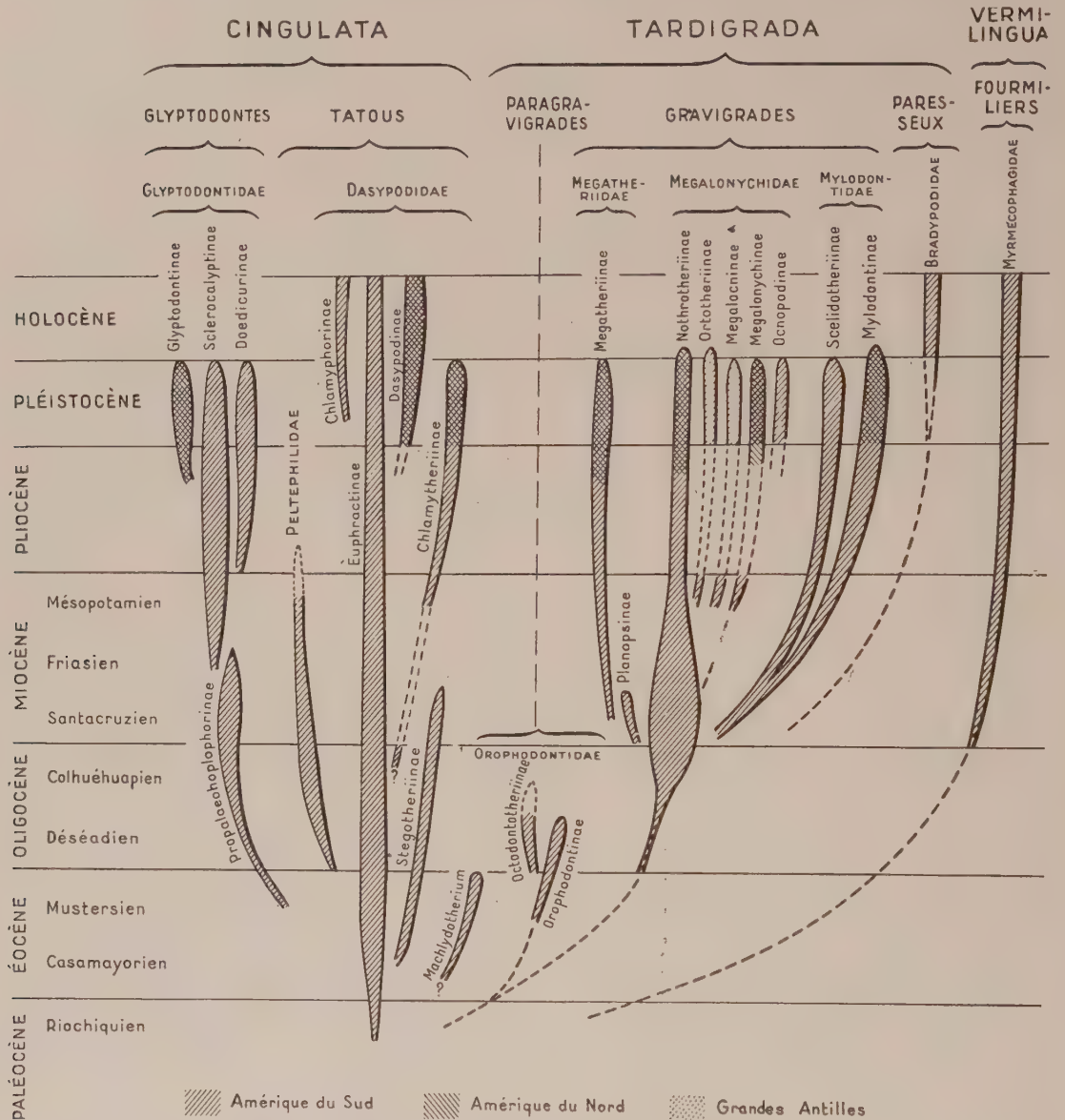


Fig. 8. — Arbre généalogique des Édentés Xénarthres.

(*Stegotheriinae* et *Priodontini*) ; d'autres s'adaptent à un régime phytophage (*Chlamytheriinae*) ; une branche particulière, enfin, généralement considérée comme carnivore (*Peltephilidae*), pourrait correspondre à des habitudes nécrophages.

Il n'est pas encore possible de préciser la position de deux rameaux énigmatiques,

illustrés par *Pseudorophodon* et *Machlydotherium*. Le premier établit peut-être une transition morphologique vers les Glyptodontes ; son âge géologique n'est pas connu, de sorte qu'il n'a pu être figuré sur le tableau. Le second rappelle à la fois les Tatous et les Paragravigrades ; il pourrait donc ne pas appartenir aux *Cingulata*.

Les Glyptodontes (*Glyptodontoidea*), connus depuis l'Éocène supérieur, représentent un rameau très divergent, mais peu varié, fortement adapté au régime phytophage, qui retentit sur la morphologie des dents et de la tête osseuse, et qui s'accompagne de caractères particuliers de la carapace, du rachis et des membres.

II. *Tardigrada*. — Les Tardigrades constituent une branche orientée d'emblée vers le régime phytophage. Leur formule dentaire se fixe à  $5/4$ , pour ne présenter éventuellement qu'une légère réduction chez certaines formes terminales ; les dents tendent à s'agrandir et à se différencier ; la face se raccourcit ; le jugal émet une branche vers le bas, qui sert d'attache au masséter ; le canal dentaire présente une branche postéro-externe caractéristique. Peut-être en liaison avec une phase arboricole à l'origine, le pied se tord vers l'intérieur, entraînant une morphologie aberrante de l'astragale, qui vient s'appuyer sur le cuboïde, tandis que la poulie tibiale acquiert une forte asymétrie. La xénarthrie est en régression.

Un premier rameau, les Paragravigrades (*Orophodontoidea*), conserve la structure dentaire primitive. La carapace, alourdie et plus ou moins ankylosée, présente un style particulier (*Palæopeltis*). Rares à l'Éocène, ces animaux atteignent leur apogée — d'ailleurs modeste — à l'Oligocène inférieur. On y observe alors, aussi bien dans la morphologie dentaire que dans le tarse (astragale d'*Octodontotherium*), des spécialisations qui n'apparaîtront que beaucoup plus tard chez les vrais Gravigrades. En ce qui concerne la bilobation des dents, *Octodontotherium* dépasse même le stade jamais atteint par ces derniers.

Parallèlement, les Gravigrades (*Megatherioidea* = *Megalonynchoidea*) se différencient par l'acquisition d'un gros noyau de vasodentine tendre dans leurs dents, et par la perte de la cuirasse dermique (encore la peau conserve-t-elle une évidente faculté ostéogène jusque dans certaines formes terminales). Après une histoire très discrète, sur laquelle nous n'avons que très peu de données, le groupe se multiplie brusquement à l'Oligocène supérieur, c'est-à-dire au moment où disparaissent les Paragravigrades. C'est au Miocène inférieur qu'il présente sa phase explosive, et la diversité qui en résulte conduit alors à y reconnaître trois familles, elles-mêmes constituées par des sous-familles divergentes.

A une date non précisée, les Paresseux (*Bradypodoidea*) se séparent du groupe précédent, dont ils conservent la structure dentaire et l'architecture crânienne. Mais ils s'adaptent à un mode de vie très particulier, celui de Grimpeurs suspendus, à régime phyllophage. Habitants de la forêt tropicale, ils n'ont pratiquement pas laissé de restes fossiles.



III. *Vermilingua*. — Les Fourmiliers (*Myrmecophagoidea*) représentent sans doute une branche très ancienne, où l'on retrouve divers caractères archaïques, directement hérités d'une souche dasypodoïde. C'est ainsi que le pied, au moins chez *Myrmecophaga* et *Tamandua*, est primitif, isodactyle, normalement plantigrade ; l'astragale, qui ne s'appuie pas sur le cuboïde, conserve un style dasypodoïde, malgré le léger évidement de l'articulation naviculaire. Le groupe est fortement marqué par un régime alimentaire exclusif, qui doit être considéré comme une spécialisation du régime primitif des Édentés. Il n'y a plus d'ossifications dermiques, mais l'épiderme caudal forme toujours des écailles cornées, même chez les formes à queue touffue. L'habitat est terrestre ou arboricole. Le membre antérieur, de type fouisseur accusé, est utilisé pour attaquer les nids de Fourmis et de Termites, ou les écorces ; l'omoplate présente deux épines, comme celle des Tatous. La xénarthrie est très marquée.

Un tel groupe ne peut dériver des Gravigrades, bien qu'on l'ait prétendu et que cette hypothèse ait été adoptée jusque dans les classifications modernes. Son origine est assurément reculée. Mais on ne connaît pas de fossiles anté-miocènes, ce qui peut s'expliquer par le fait que les Fourmiliers sont typiquement les hôtes de la forêt tropicale.

## BIBLIOGRAPHIE

- AMEGHINO (F.). 1889. — Contribución al conocimiento de los Mamíferos fósiles de la República Argentina (*Act. Ac. Nac. Cienc. Córdoba*, Buenos Aires, t. VI, xxxii + 1027 p., atlas de 98 pl.).
- AMEGHINO (F.). 1895. — Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium* (*Bol. Inst. Geogr. Arg.*, Buenos Aires, t. 15, cahiers 11 et 12, p. 603-660, fig. 1-4. Tiré à part, p. 1-60, fig. 1-4).
- AMEGHINO (F.). 1897. — Mammifères crétacés de l'Argentine. Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium* (*Bol. Inst. Geogr. Arg.*, Buenos Aires, t. 18, cahiers 4-9, p. 406-419, 431-521, 86 fig. Tiré à part, p. 1-117, fig. 1-86).
- AMEGHINO (F.). 1902 a. — Notices préliminaires sur des Mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie (*Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba*, Buenos Aires, t. 17, p. 5-70. Tiré à part, p. 1-68 [texte p. 3-68]).
- AMEGHINO (F.). 1902 b. — Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Colpodon* (*Bol. Ac. Nac. Cienc. Córdoba*, Buenos Aires, t. 17, p. 71-138. Tiré à part, 70 p., [texte p. 4-70]).
- AMEGHINO (F.). 1903. — L'âge des formations sédimentaires de Patagonie (*An. Soc. Cient. Arg.*, Buenos Aires, t. L et LIV. Tiré à part, Buenos Aires (Coni), 231 p.).
- AMEGHINO (F.). 1905 a. — La faceta articular inferior única del astrágalo de algunos Mamíferos no es un carácter primitivo (*An. Mus. Nac. Buenos Aires*, t. 12, p. 1-64, 69 fig. Tiré à part, Buenos Aires, 64 p.).
- AMEGHINO (F.). 1905 b. — Les Édentés fossiles de France et d'Allemagne (*An. Mus. Nac. Buenos Aires*, t. 13, p. 175-250, 61 fig.).
- AMEGHINO (F.). 1906. — Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie (*An. Mus. Nac. Buenos Aires*, t. 15, p. 1-568, 358 fig., 3 pl. Tiré à part, *id.*).
- AMEGHINO (F.). 1913-1936. — Obras completas (Dir. TORCELLI), La Plata, 24 vol.
- CHAFFEE (R. G.). 1952. — The Deseadan Vertebrate Fauna of the Scarritt Pocket, Patagonia (*Bull. Mus. Nat. Hist.*, New York, vol. 98, art. 6, p. 503-562, 9 fig., Pl. 6-17).
- GAUDRY (A.). 1906. — Fossiles de Patagonie. Étude sur une portion du monde antarctique (*Ann. Paléont.*, Paris, t. I, p. 101-143, fig. 1-27).
- GAUDRY (A.). 1908. — Fossiles de Patagonie. De l'Économie dans la Nature (*Ann. Paléont.*, Paris, t. III, p. 41-60, 71 fig.).
- HOFFSTETTER (R.). 1954 a. — Les Gravigrades cuirassés du Déséadien de Patagonie (note préliminaire) (*Mammalia*, Paris, t. 18, n° 2, p. 159-169, 3 fig.).
- HOFFSTETTER (R.). 1954 b. — Phylogénie des Édentés Xénarthres (*Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2<sup>e</sup> série), t. 26, n° 3, p. 433-438, 1 fig.).
- HOFFSTETTER (R.). 1954 c. — Les Gravigrades (Édentés Xénarthres) des cavernes de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brésil (*Ann. Sc. Nat., Zool.* (11<sup>e</sup> série), t. XVI, p. 741-764, 4 fig.).
- JÖRG (M. E.). 1939. — Estructura histológica de los molares del fósil *Octodontotherium crassidens* Ameghino (*Novena reunión Soc. Arg. Patol. Reg.*, Buenos Aires, 3, p. 1657-1662, fig. 1-5) [non vu].
- KRAGLIEVICH (J. L.) et RIVAS (S.). 1951. — *Orophodon* Amegh. representante de una nueva superfamilia *Orophodontoidea* del suborden *Xenarthra* (Nota preliminar) (*Com. Inst. Nac. Invest. Cienc. Nat.*, Buenos Aires, *Cienc. Zool.*, t. 2, n° 2, p. 9-28, 6 fig.).
- KRAGLIEVICH (L.). 1931. — Cuatro notas paleontológicas (*Physis*, Buenos Aires, t. 10, n° 36, p. 242-266, fig. 1-4).
- KRAGLIEVICH (L.). 1934. — La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, 136 p., Montevideo (El Siglo Ilustrado) (*Obras compl.*, t. III, art. 80, 1940, p. 293-433).
- KRAGLIEVICH (L.). 1940. — Obras de Geología y Paleontología (TORCELLI y MARELLI), La Plata, 3 vol.
- LOOMIS (F. B.). 1914. — The Deseado Formation of Patagonia, 232 p., 160 fig., Amherst, Mass.
- OWEN (R.). 1840-1845. — Odontography, 1 vol. XIX + LXXIV + 655 p., et 1 atlas, 168 pl., London (H. Bailliere).

- PAULA COUTO (C. DE). 1949. — Novas observações sôbre a Paleontologia e Geologia do Depósito calcáreo de São José de Itaborai (*Min. Agr. Dep. Nac. Prod. min., Div. Geol. Min., Notas Prel. e Est.*, nº 49, 13 p., 6 fig., 1 carte).
- SCOTT (W. B.). 1903-1904. — Mammalia of the Santa Cruz Beds, part I : *Edentata* (*Rep. Princ. Univ. Exped. to Patagonia*, vol. 5, 364 p., 38 fig., 63 pl.).
- SIMPSON (G. G.). 1931. — *Metacheiromys* and the *Edentata* (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, vol. 59, p. 295-381, 23 fig.).
- SIMPSON (G. G.). 1945. — The principles of classification and a new classification of Mammals (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New-York, vol. 85, xvi + 350 p.).
- SIMPSON (G. G.). 1948. — The beginning of the age of Mammals in South America (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, vol. 91, art. 1, 232 p., 80 fig., 19 pl.).
- STIRTON (R. A.). 1946. — The first Lower Oligocene vertebrate fauna from Northern South America (*Comp. Est. Geol. Of. Colombia (Serv. Geol. Nac.)*, t. VII, p. 325-341, Pl. 84-86).
- STIRTON (R. A.). 1953. — Vertebrate Paleontology and continental stratigraphy in Colombia (*Bull. Geol. Soc. Amer.*, New-York, vol. 64, p. 603-622, 13 fig.).
- STOCK (CH.). 1925. — Cenozoic Gravigrad Edentates of Western North America... (*Carnegie Inst.*, Washington, Publ. 331, xiii + 206 p., 120 fig., 47 pl.).
- TOURNOUËR (A.). 1903. — Note sur la Géologie et la Paléontologie de la Patagonie (*Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, (4), t. 3, p. 463-473, 6 fig.).
- WEBER (M.) et ABEL (O.). 1928. — Die Säugetiere, II Systematischer Teil, xxiv + 898 p., 573 fig., Iena (G. Fischer).
- WINGE (H.). 1941. — The interrelationships of the Mammalian genera (trad. DEICHMANN et ALLEN; Édit. Jensen, Spærck et Volsøe), vol. I, xii + 418 p., København [Reitzels].



COMPLÉMENTS A L'ÉTUDE  
DES GENRES *ECRINESOMUS* ET *BOBASATRANIA*  
DE L'ÉOTRIAS DE MADAGASCAR

PAR

J.-P. LEHMAN

PARIS

MASSON ET C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS  
120, Boulevard Saint-Germain, 120



# COMPLÉMENTS A L'ÉTUDE DES GENRES *ECRINESOMUS* ET *BOBASATRANIA* DE L'ÉOTRIAS DE MADAGASCAR

PAR

J.-P. LEHMAN

Poursuivant la révision de la faune des Poissons de l'Éotrias de Madagascar commencée en 1952 (1), je redécis dans le présent article *Ecrinesomus dixoni* et *Bobasatrania mahavavica* d'après du matériel appartenant à l'École des Mines de Paris, au British Museum, et d'après de nouveaux spécimens collectés à Madagascar au cours d'une mission en 1954. Je tiens tout particulièrement à remercier tout d'abord M. le Dr White, qui m'a prêté les exemplaires du British Museum ; M. le professeur Stensiö, qui m'a permis de prendre les photographies d'un certain nombre de pièces dans son laboratoire et de les faire retoucher ; le C. N. R. S., grâce à la générosité duquel j'ai pu aller à Madagascar, ainsi que tous ceux qui m'ont aidé au cours de mon séjour dans la Grande Ile et plus spécialement MM. Besairie, Millot, Paulian, etc.

Les photographies des planches ont été prises soit à Stockholm par M. Ahl, soit à Paris par M. Leriche ; elles ont été retouchées. Les dessins sont l'œuvre de M<sup>lle</sup> Lalau.

## HISTORIQUE

Le genre *Ecrinesomus* a été décrit pour la première fois par A. S. Woodward (1910), d'après du matériel provenant du nord-ouest de Madagascar et considéré alors comme permocarbonifère. Des compléments à cette description ont été ajoutés par Stensiö (Anderson, 1916). Priem (1924) montra qu'*Ecrinesomus* est un genre triasique, mais cet auteur ne savait pas distinguer les deux genres *Ecrinesomus* et *Bobasatrania* : c'est ainsi que la figure 1 de la Planche IV de l'article de Priem (1924) représente nettement *Bobasatrania* et non *Ecrinesomus*. Le genre *Bobasatrania* a été défini par White (1932), d'après du matériel du nord-ouest de Madagascar ; ce genre a été retrouvé par Stensiö (1932) dans le Trias du Groen-

(1) Je tiens à signaler une erreur typographique parue dans mon travail de 1953 concernant *Perleidus* : sur la fig. 8 de la p. 14 à gauche, il faut évidemment lire VII au lieu de V.



land. Piveteau (1934) remarqua que les genres *Ecrinesomus* et *Bobasatrania* devaient être proches l'un de l'autre. Enfin, Nielsen (1952) nous a donné une description préliminaire de *Bobasatrania groenlandica* qui précise et corrige sur certains points la description antérieure de Stensiö ; j'avais demandé à mon ami M. le Dr Nielsen de vouloir bien publier cette note préliminaire, car il était arrivé avant moi, grâce au matériel du Groenland, à une connaissance anatomique détaillée du genre *Bobasatrania* ; je le remercie sincèrement d'avoir fait connaître ses principaux résultats, ce qui rend possible une étude comparative de *Bobasatrania groenlandica* et de *Bobasatrania mahavavica*.

#### REMARQUES CONCERNANT LA POSITION STRATIGRAPHIQUE DES POISSONS DE L'ÉOTRIAS DE MADAGASCAR

1<sup>o</sup> ***Ecrinesomus* et *Bobasatrania*.** — Les premiers exemplaires d'*Ecrinesomus* décrits par A. S. Woodward provenaient de la localité d'Andogozo (= Andingoza) située à l'endroit où la Mahavavy recoupe les affleurements de la Sakamen (fig. 1) ; nous ne connaissons pas, au moins d'après la littérature scientifique, la provenance des autres *Ecrinesomus* qui ont été récoltés depuis cette description. On aurait pu penser qu'étant donné certains de ses caractères plus archaïques et moins évolués que ceux de *Bobasatrania*, *Ecrinesomus* provenait des couches les plus anciennes de la Sakamen.

*Ecrinesomus* semble actuellement être très rare dans les formations éotriasiques des environs d'Ambilobe (fig. 1) : au cours de ma mission de 1954, je n'en ai trouvé que quelques fragments dans un gisement situé à cinq kilomètres environ au nord-est de la localité d'Iraro (laquelle est le long de la route entre Beramanja et Anaborano) ; ce gisement est à l'ouest d'Ankitokazo, autrement dit dans des couches relativement jeunes, puisque les couches les plus anciennes sont les plus à l'est. Il reste possible qu'*Ecrinesomus* ait apparu avant *Bobasatrania*, mais nous n'avons à ce sujet aucune donnée positive.

2<sup>o</sup> **Le problème de l'Otocératien.** — Besairie (1952, p. 4) distingue à Ankitokazo un Otocératien (*Otoceratan*) à la base du Trias inférieur ; celui-ci contient des nodules à Poissons, à *Claraia* et à *Aviculopecten* ; ces nodules à Poissons sont de petites dimensions. L'individualité de cet Otocératien, comme le note d'ailleurs Besairie (« cette faune ne permet pas de dater le niveau... »), semble douteuse : la faune des Poissons y semble déjà assez complète ; j'y ai trouvé, outre *Parasemionotus labordei* et *Australosomus merlei* déjà signalés par Besairie, *Boreosomus gillioti*, *Perleidus* sp. et *Bobasatrania mahavavica*. La présence de *Bobasatrania* dès la base du Trias inférieur mérite d'être soulignée. Quant au Crustacé *Antrimpos kiliani*, élément de la faune des nodules à *Claraia*, ce fossile se retrouve à l'ouest de Bobatomendry (fig. 1) dans un niveau sûrement gyronitien.

TABEAU DE RÉPARTITION DES POISSONS DANS LE TRIAS (t<sub>IV</sub>), AU SUD D'AMBILOBE

GISEMENTS (voir fig. 1) PROCHES DE :

	Antsaba.	Bobansetry.	Bobatomendry.	Mahatsara.	Madiromiary.	Iraro.	Ankitokazo.	Ambatobe.	Bobasatrana.
A. ACTINISTIENS :									
Actinistien indéterminé . . . . .				+	+	+			+
<i>Whiteia woodwardi</i> . . . . .				+					
<i>Whiteia tuberculata</i> . . . . .									
<i>Cœlacanthus madagascariensis</i> .	+				+				
B. ACTINOPTÉRYGIENS :									
<i>Pteronisculus</i> sp. . . . .					+	+			
<i>Pteronisculus cicatrosus</i> . . . . .		+		+	+	+			
<i>Pteronisculus macropterus</i> . . . . .		+		+	+	+			
<i>Boreosomus gillioi</i> . . . . .	+		+	+	+	+			+
<i>Birgeria nielsenii</i> . . . . .			+	+	+	+			+
<i>Saurichthys madagascariensis</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+			+
<i>Errollichthys mirabilis</i> . . . . .			+	+	+				
<i>Perleidus</i> sp. . . . .							+		
<i>Perleidus madagascariensis</i> . . . . .		+	+		+	+		+	
<i>Perleidus piveteaui</i> . . . . .								+	
<i>Australosomus merlei</i> . . . . .	+	+	+	+	+	+			
<i>Ecrinesomus dizoni</i> . . . . .									
<i>Bobasatrana mahavavica</i> . . . . .	+								
<i>Watsonulus eugnathoides</i> . . . . .					+	+		+	
<i>Parasemionotus labordei</i> . . . . .		+		+	+	+		+	
<i>Jacobulus novus</i> . . . . .				+	+				

3<sup>o</sup> *Le problème stratigraphique général.* — Le tableau ci-dessus donne la répartition des principales espèces de Poissons trouvés dans les gisements étudiés au cours de ma mission de 1954 ; il ne prétend pas être complet. Les localités sont indiquées sur la carte de la figure 1.

Étant donné le pendage général des couches vers l'ouest, les couches les plus

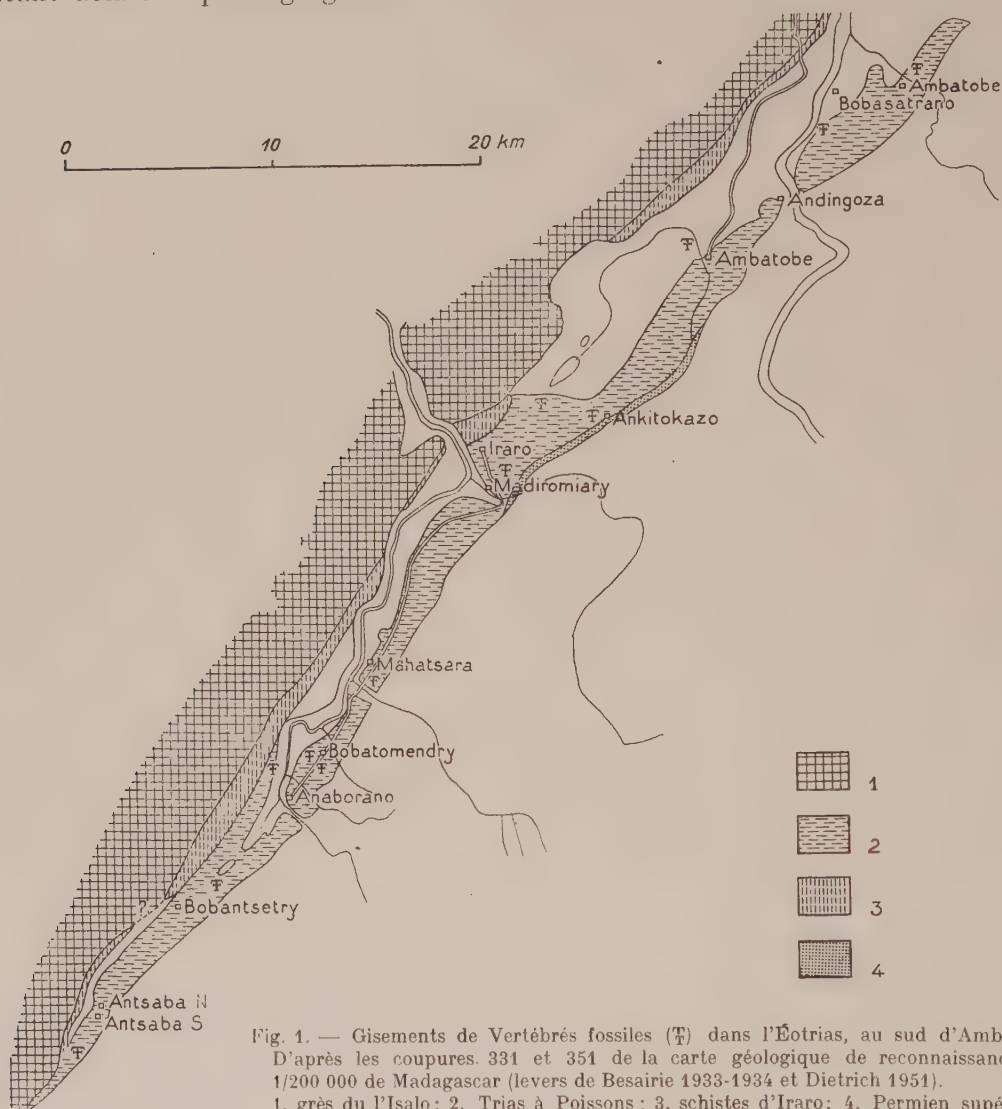


Fig. 1. — Gisements de Vertébrés fossiles (T) dans l'Eotrias, au sud d'Ambilobe. D'après les coupures 331 et 351 de la carte géologique de reconnaissance au 1/200 000 de Madagascar (levés de Besairie 1933-1934 et Dietrich 1951).  
1, grès du l'Isalo ; 2, Trias à Poissons ; 3, schistes d'Iraro ; 4, Permien supérieur.

anciennes sont à l'est dans la bande des terrains triasiques. Il est alors important de noter que la faune est sensiblement la même dans le gisement de Madiromiary et dans celui situé au nord-est d'Iraro ; de même, près du village de Bobasatrana situé assez à l'ouest, la faune des Poissons n'est pas sensiblement différente de celle observée en d'autres points de l'Eotrias de la région. J'ai supposé d'abord que



*Bobasatrania* apparaissait dans les couches les plus récentes du niveau  $t_{IV}$  de la carte géologique (feuille d'Ambilobe ; levés de H. Besairie, 1933) ; ce genre est, en effet, abondant à Antsaba et à Bobasatrana, mais est rare dans les autres gisements, où il semble souvent absent : la présence de *Bobasatrania* dans les couches à *Claraia* infirme cette hypothèse. Une vue d'ensemble sur les gisements à Poisson des environs d'Ambilobe ne permet donc pas d'établir une stratigraphie plus détaillée du niveau  $t_{IV}$ . Mais, dans certains gisements (Antsaba, par exemple), on peut avoir l'impression d'une disposition stratigraphique locale des diverses espèces de Poissons : celle-ci doit simplement correspondre à des destructions massives et successives de bancs de Poissons variés.

**4° Extension de la faune à Poissons.** — Les gisements situés au nord d'Ambilobe sont beaucoup plus pauvres en fossiles, mais la faune y est comparable à celle des gisements plus méridionaux (*Boreosomus*, *Saurichthys*, *Bobasatrania*, *Watsonulus*).

**5° Les Poissons triasiques du sud de la Grande Ile.** — Dans le sud de la Grande Ile, la Sakamen moyenne au nord de la ville de Beroroha (aux environs des localités d'Antanamary et de Sakeny) contient une faune de Poissons découverte par M. Tortochaux. J'ai pu, en 1954, collecter de nombreux Poissons dans cette formation ; l'étude de cette faune n'est pas encore terminée. Mais d'ores et déjà on peut noter qu'on y retrouve les genres *Saurichthys*, *Australosomus*, *Watsonulus*, *Bobasatrania* ; par contre, les Actinistiens (vulgairement Coelacanthes) semblent faire défaut. Les Dipneustes sont relativement abondants : ce sont des *Ceratodus* (*sensu lato*), mais différents de *Neoceratodus* par la présence d'un plus grand nombre d'os dermiques dans le toit cranien, qui rappelle ainsi de ce point de vue le toit cranien de *Sagenodus*. Seul le genre *Microceratodus* décrit par M. le Professeur Teixeira (1954), de Lisbonne, dans le Karroo de l'Angola, semble pour l'instant pouvoir en être rapproché. Ces Dipneustes malgaches feront l'objet d'une description ultérieure ; il est encore trop tôt pour dire si ces *Ceratodus* malgaches sont identiques au *Microceratodus* Teixeira de l'Angola. Quoi qu'il en soit, ces Dipneustes du sud de Madagascar et de l'Angola comblent en quelque sorte une lacune évolutive entre les Dipneustes post-paléozoïques précédemment connus à toit cranien ne montrant qu'un petit nombre de plaques et les Dipneustes paléozoïques.

De plus, la faune ichthyologique de la Sakamen moyenne du sud de Madagascar devait comprendre des Élasmobranches, comme le prouve la présence dans le matériel collecté de cartilage calcifié. Au total, il est difficile de savoir, d'après les Poissons seuls, si cette faune du sud de l'île est marine ou d'eau douce ; l'absence d'Actinistiens ferait plutôt admettre que cette faune était d'eau douce, mais la présence d'Élasmobranches est plutôt contraire à cette hypothèse.

## ECRINESOMUS DIXONI WOODWARD

*Ecrinesomus dixonii* Woodward, 1910; *Ecrinesomus dixonii* Anderson (Stensiö), 1916; *Ecrinesomus dixonii* (pro parte) Priem, 1924; *Ecrinesomus dixonii* Piveteau, 1934.

### FORME GÉNÉRALE

Le corps d'*Ecrinesomus dixonii* est dans l'ensemble plus long par rapport à la tête que celui de *Bobasatrania mahavavica* ; cependant, certains exemplaires de *Bobasatrania mahavavica* sont très allongés à la suite de déformations *post mortem* et il est délicat de donner des mesures comparatives significatives. *Ecrinesomus* semble aussi pouvoir atteindre une plus grande longueur totale que *Bobasatrania mahavavica* ; le plus petit *Ecrinesomus* que j'ai observé (B. M. P. 10764) dépassait certainement une longueur de 11 cm, mais les plus grands spécimens que j'ai pu voir (École des Mines) mesurent environ 19 cm. Cependant, des fragments incomplets permettent d'estimer que les plus grands *Ecrinesomus* devaient pouvoir être presque deux fois plus longs.

Le corps a une forme sublosangique : cette forme ne peut être considérée comme dénotant un mode de vie particulier : car, parmi les Poissons actuels, si on la rencontre chez des Poissons récifaux, tels *Psettus* et *Platax*, on l'observe aussi chez le *Pterophyllum* des rivières de l'Amérique du Sud.

La nageoire pectorale débute beaucoup plus antérieurement chez *Ecrinesomus* que chez *Bobasatrania*, soit environ à la limite arrière du premier quart de la longueur totale du corps.

### TÊTE

#### ENDOCRANE.

L'endocrâne d'*Ecrinesomus* est partiellement conservé dans deux échantillons de l'École des Mines de Paris (Pl. I, A, B) et dans un exemplaire du British Museum (P 10761). Cet endocrâne comprend trois parties comme chez *Bobasatrania groenlandica* : 1<sup>o</sup> occipitale ; 2<sup>o</sup> sphénoïdienne dans la région orbitotemporale ; 3<sup>o</sup> ethmoïdienne et orbitaire située antérieurement. Ces trois parties sont nettement séparées : l'endocrâne était donc en partie cartilagineux ; toutefois, dans un petit *Ecrinesomus* de l'École des Mines (Pl. II, A), qui représente vraisemblablement un individu jeune, la partie sphénoïdienne (*Sph*) était déjà ossifiée.

La partie *occipitale* ne peut être analysée en raison du mauvais état de conservation des fossiles.

La partie *sphénoïdienne* (*Sph*, fig. 2 ; Pl. I, fig. A et B ; Pl. II, fig. A) rappelle par sa forme le sphénoïde attribué par Stensiö (1919, fig. 63) à *Birgeria mougeoti* présentant deux surfaces orbitaires symétriques convexes. Le sphénoïde est

représenté en vue dorsale ; son bord postérieur montre une petite concavité ; l'os devait se poursuivre vers l'avant par du cartilage calcifié qui correspond sur le fossile à une surface irrégulière. Les nerfs optiques (*II*) devaient traverser le sphénoïde et sortir du crâne par un orifice commun assez antérieur, comme chez *Bobasatrania mahavavica*.

La partie orbitoethmoïdienne (*Eth*) a la forme d'un pilier (fig. 3 et Pl. I, fig. A et B) creusé par deux concavités, une orientée vers l'avant, l'autre vers l'arrière de l'os. La face supérieure de l'os est assez inclinée par rapport à la face inférieure. La concavité antérieure représente la fosse nasale ; un canal (*I*) débouchait dans cette fosse en position médiadorsale : il devait contenir le nerf olfactif. La concavité postérieure forme l'avant de la paroi orbitaire ; elle présente nettement la trace d'un myodome antérieur (*my. a*). La face inférieure de l'os montre un canal probablement homologue au canal énigmatique se décrit par Nielsen (1942, p. 317) chez *Boreosomus*. Sauf sur sa face supérieure dont l'empreinte est grossière, et qui devait, par suite, être en partie cartilagineuse, cette partie de l'endocrâne semble avoir été bien ossifiée.

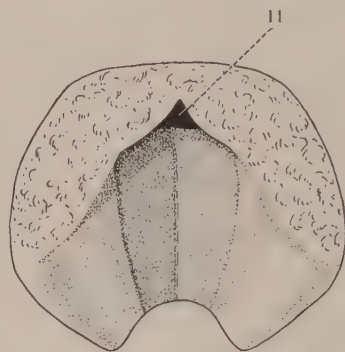


Fig. 2. — *Ecrinesomus dizoni* ( $\times 3,3$ ) : sphénoïde vu du dessus. *II*, orifice des nerfs optiques.

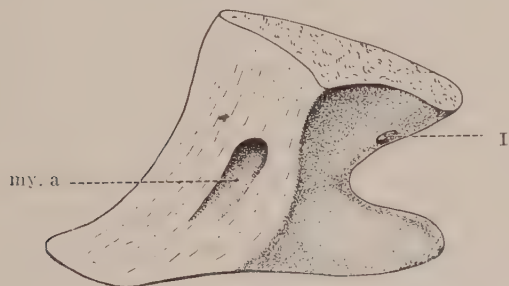


Fig. 3. — *Ecrinesomus dizoni* ( $\times 3,3$ ) : partie orbito-sphénoïdienne de l'endocrâne ; vue latérale.  
*my. a*, myodome antérieur ; *I*, orifice du nerf olfactif.

#### OS DERMQUES DE LA TÊTE.

Comme chez *Bobasatrania*, la tête (fig. 4) devait présenter vers l'avant, à la limite des frontaux et des nasaux, un angle net ; comme chez ce genre, il est presque certain que le maxillaire devait dans une certaine mesure faire saillie vers l'extérieur ; l'avant du maxillaire fait défaut dans mon matériel, mais on peut se rendre

compte de sa forme approximative en prolongeant les contours des parties présentes. Par contre, à l'inverse de *Bobasatrania*, les os dermiques de la joue n'étaient pas séparés par des lacunes interosseuses importantes.

La reconstitution du dermocrâne de la figure 4 n'est basée que sur deux spécimens et présente une certaine part d'hypothèse.

#### Toit cranien (Pl. II, A ; fig. 4).

Les os *extrascapulaires* (*Ex Scap*) étaient situés dans une lacune entre les pariéto-dermoptérotiques et les posttemporaux. La série des os extrascapulaires était



parcourue par la commissure supratemporale, dont seuls quelques pores sont visibles ; on a pu observer quatre os extrascapulaires distincts sur une des deux moitiés latérales du toit cranien. Notons que les extrascapulaires (1) peuvent aussi être assez nombreux chez *Bobasatrania*.

Le *pariétodermoptérotique* (*Pa Dpt*) était pair ; il présente une suture incomplète postérieurement qui le divise en un composant latéral correspondant au dermo-ptérotique de *Bobasatrania* et un composant médial homologue au pariétal. Le canal supraorbitaire devait probablement passer près de cette suture ; une pit line qui est vraisemblablement, d'après sa direction, la pit line postérieure (*pp*) du pariétal est nette ; le canal infraorbitaire n'a pu être observé. L'ornementation de cet os rappelle celle du dermo-ptérotique et celle du pariétal chez *Bobasatrania mahavavica* : le pariétal chez cette espèce montre aussi une ornementation granuleuse dans sa partie la plus médiale.

Les *frontaux* (*Fr*) d'*Ecrinesomus* sont nettement plus courts que chez *Bobasatrania mahavavica* ; le frontal est parcouru par le canal supraorbitaire (*soc*), dont quelques pores sont conservés ; il présente une ornementation granuleuse dans sa partie la plus médiale et dans sa partie la plus latérale.

Le *supraorbitodermosphénotique* (*So Dsph*) est un os moins élevé postérieurement que l'os correspondant de *Bobasatrania mahavavica*, mais plus long que celui-ci.

Le *nasal* (*Na*) était aussi plus court que le nasal de *Bobasatrania mahavavica* ; il est parcouru par le canal supraorbitaire (*soc*) ; une encoche qui le sépare de l'os situé plus bas que lui marque la place d'une narine. Aucun postrostral n'est conservé ; la présence d'un tel os reste cependant possible.

Le *nasorostral* (*NaR*) contenait l'extrémité antérieure du canal supraorbitaire, mais la commissure ethmoïdienne n'a pu y être observée ; l'interprétation de cet os, en tant que rostral, est donc conjecturale. Comme le rostral est connu chez les *Platysomida* et chez *Bobasatrania*, son existence paraît aussi vraisemblable chez *Ecrinesomus*.

*Joue* (Pl. II, A ; Pl. III B ; fig. 4).

Les os *infraorbitaires* (*Io*) forment une chaîne d'os complexe dont l'extension et le nombre varient d'un spécimen à l'autre ; sur le spécimen de l'École des Mines de la Planche II A, l'infraorbitaire supéropostérieur est grand ; il lui fait suite juste le long de l'angle postéroinférieur de l'orbite quatre petits os infraorbitaires ; au contraire, dans un exemplaire du British Museum (P 10454, Pl. III), les os infraorbitaires en arrière de l'œil ont des surfaces moins inégales. Les deux infraorbitaires antérieurs montrent des pores du canal infraorbitaire (*ioc*) ; les pores de ce canal n'ont pu être observés sur les autres os infraorbitaires. L'ornementation des os infraorbitaires postérieurs comprend des rides subverticales sur

(1) Un os assez grand est visible sur la photographie (Pl. II, A) à l'arrière du pariétodermoptérotique : cet os est peut-être aussi un extrascapulaire.

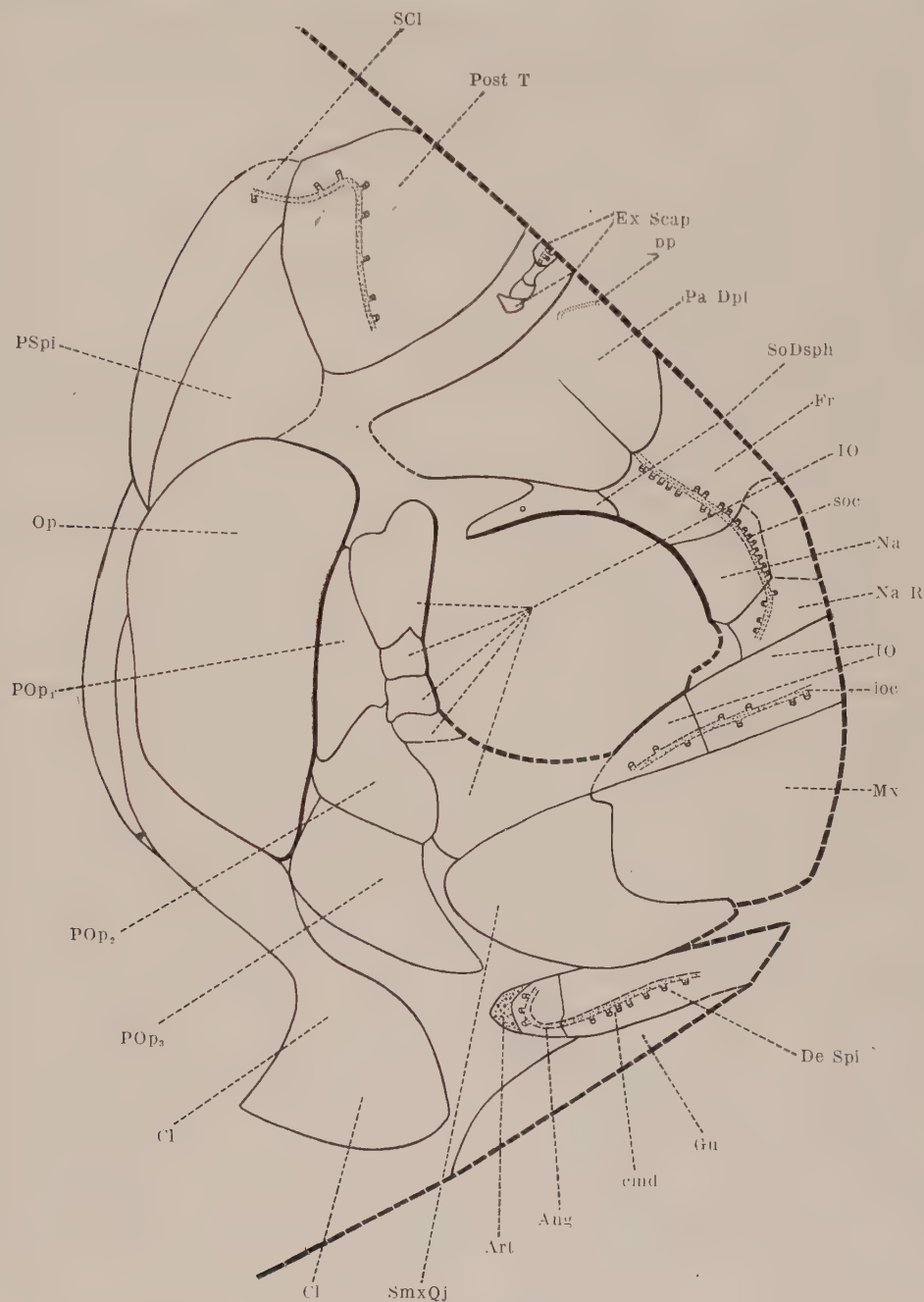


Fig. 4. — *Ecrinesomus dixonii* ( $\times 5/2$ ) : reconstitution de la tête en vue latérale.

*Ang*, angulaire ; *Art*, articulaire ; *Cl*, cleithrum ; *cnd*, canal mandibulaire ; *De Spl*, dentalsplénial ; *Ex Scap*, extrascapulaire ; *Fr*, frontal ; *Gu*, gulaire ; *IO*, infraorbitaire ; *ioc*, canal infraorbitaire ; *Mx*, maxillaire ; *Na*, nasal ; *NaR*, nasorostral ; *Op*, opercule ; *Pa Dpt*, parietodermopterotique ; *POP<sub>1</sub>*, préoperculaire supérieur ; *POP<sub>2</sub>*, préoperculaire moyen ; *POP<sub>3</sub>*, préoperculaire inférieur ; *Post T*, posttemporal ; *PSpi*, postspiraculaire ; *pp*, pit line postérieure du toit cranien ; *SCL*, supracleithrum ; *SmxQj*, supramaxilloquadratojugal ; *soc*, canal supraorbitaire ; *SoDsph*, supraorbitodermosphénétique.

leurs parties arrière et des rides sinueuses sur leurs parties antérieures; les infraorbitaires inféroantérieurs sont ornés de rides concentriques. Les infraorbitaires situés à l'arrière de l'orbite recouvrent les os préoperculaires par leurs bords postérieurs.

Le *préopercule* comprend trois os : le supérieur ( $POp_1$ ) est séparé du toit cranien en surface par l'infraorbitaire supérieur qui s'étend vers l'arrière presque jusqu'à l'opercule ; cet os est orné de stries subverticales. Le préopercule moyen ( $POp_2$ ), plus large que le précédent, est également orné de rides flexueuses. Le préopercule inférieur ( $POp_3$ ) n'est pas, comme chez *Bobasatrania*, situé en partie sous l'opercule ; il est donc peu probable que cet os comprenne ici, du moins en général (1), un composant sousopercule ; seul le préopercule inférieur, parmi les os préoperculaires, semble avoir été parfois séparé par une lacune de l'os qui le précède (supramaxilloquadratojugal) ; ce préopercule inférieur est orné de rides subverticales sur sa partie arrière, mais de rides concentriques sur sa partie antérieure.

Sous les os infraorbitaires, et en contact avec ceux-ci, sont présents un supramaxilloquadratojugal et un maxillaire.

Bien qu'aucun canal sensoriel n'ait pu y être observé, le *supramaxilloquadratojugal* ( $Smx Qj$ ), étant donné sa forme et ses rapports, paraît comparable à celui de *Bobasatrania* ; il est cependant beaucoup plus large que chez *Bobasatrania* ; il présente une ornementation de rides flexueuses.

Le *maxillaire* ( $Mx$ ) est aussi proportionnellement beaucoup plus grand que chez *Bobasatrania* ; aucune dent n'a pu être observée. L'ornementation comprend des stries concentriques autour d'un centre assez antérieur. Le maxillaire et le supramaxilloquadratojugal sont en contact, au contraire de chez *Bobasatrania* ; l'ensemble de la joue devait donc, chez *Ecrinesomus*, être encore relativement rigide sans possibilité de mouvement indépendant du maxillaire, à l'inverse de chez *Bobasatrania*. Ces deux os ne portant pas de dents diffèrent du maxillaire et du prémaxillaire des Platysomidés (Platysomida = Platysomidés + Amphicentridés) ; ce fait est en faveur d'une origine non platysomide des Écrinésomides, qui dériveraient alors directement d'une lignée plus centrale des Actinoptérygiens ; il rend difficile d'admettre que la famille des Platysomidés puisse faire partie de l'ascendance directe des Écrinésomides. Par contre, il n'est pas impossible que les Écrinésomides soient les descendants plus ou moins directs des Amphicentridés représentés essentiellement par les genres carbonifères *Eurynotus*, *Cheirodopsis* et *Amphicentrum* (voir ci-dessous).

#### *Parasphénoïde.*

Le *parasphénoïde* ( $PSph$ , Pl. I, A et B), fortement courbé à l'arrière, présentait une partie postérieure dilatée qui devait, comme chez *Bobasatrania*, remonter

(1) En effet, dans un spécimen du British Museum cependant (P 10464), cet os se poursuit sous l'opercule.



assez haut le long du bord latéropostérieur de l'endocrâne. Une côte forte s'étendait de l'extrémité postérieure de l'os jusqu'à son centre de radiation. Un processus ascendant (*pr. asc.*) long et mince se dirigeait vers le spiracle. Cet os semble donc peu différent du parasphénoïde de *Bobasatrania*.

#### *Os operculaires.*

L'*opercule* (*Op*, Pl. II, A ; Pl. III, B ; fig. 4), orné de rides de ganoïne subverticales, est proportionnellement plus long que chez *Bobasatrania*.

Le problème de la présence du *sousopercule* a été discuté ci-dessus.

Aucun *rayon branchiostège* n'a été observé.

Une *gulaire* (*Gu*) allongée (Pl. II, A ; Pl. III, fig. 4) présente une ornementation centrale réticulée et une ornementation marginale formée de rides.

#### SQUELETTE VISCÉRAL.

Le *palatocarré* et ses os dermiques, l'*hyomandibulaire* (à part quelques fragments) ne sont pas conservés sur mon matériel.

La mandibule comprend postérieurement un *articulaire* (*Art*) dans la région condyloire. Une suture mince, à peine plus forte que les rides de l'ornementation, sépare l'angulaire (*Ang*) du dentalosplénial (*DeSpl*) ; ces deux os semblent donc avoir été presque fusionnés l'un à l'autre. L'ensemble de la mandibule est courte, mais relativement assez élevée. Les os dermiques de sa face externe (angulaire et dentalosplénial) sont parcourus par le canal mandibulaire (*c. md*) : celui-ci, comme le montrent ses pores, descend d'abord vers le bas dans l'angulaire, puis se recourbe dans le dentalosplénial, où il présente une légère convexité orientée vers le bord supérieur du dentalosplénial. L'angulaire est orné de rides verticales, ainsi que la partie postérieure du dentalosplénial ; les rides sont, au contraire, sinueuses ou concentriques plus à l'avant de cet os.

Comme on le voit, on n'a pas observé de dents chez *Ecrinesomus*, pas plus sur le maxillaire que sur la mandibule ; ce fait laisse supposer que, comme chez *Bobasatrania*, et comme également chez *Cheirodopsis* (Amphicentridé), la denture devait être portée par les os dermiques du plafond buccal et par des pièces branchiales ventrales.

Quelques ossifications branchiales, mal conservées, sont impossibles à interpréter.

#### CEINTURE SCAPULAIRE ET NAGEOIRE PECTORALE.

La *ceinture scapulaire* (Pl. II, A ; Pl. III B ; fig. 4) comprend les os dermiques suivants :

1° Le *posttemporal* (*Post T*) est un grand os à bord postérieur droit ou convexe vers l'avant et non concave comme chez *Bobasatrania*. Le posttemporal était

parcouru par la partie céphalique de la ligne latérale (*lc*), dont quelques pores ont pu être observés. Le posttemporal n'a pas même ornementation que chez *Bobasatrania mahavavica* présentant une partie médiale granuleuse et une partie latérale à rides sinueuses.

2° Le *supracleithrum* (*SCL*) est assez étroit ; en avant de cet os, on ne voit sur les spécimens étudiés aucun postspiraculaire, mais la présence de cet os est possible.

3° L'*anocleithrum* (*ACL*) est également très étroit ; sur mon matériel, il n'y a qu'un seul anocleithrum et non deux comme chez *Bobasatrania grænlantica*.

4° Le *cleithrum* (*Cl*) avait à peu près même forme que chez *Bobasatrania*. La partie non recouverte du cleithrum se termine vers le bas de l'os par une plaque élargie, presque triangulaire. Le cleithrum présentait une face postérieure concave qui limitait postérieurement la cavité branchiale. Au total, ce cleithrum, élargi dans sa partie inférieure, rappelle celui des Pycnodontides (Stensiö, 1932, p. 148), mais pas celui des Platysomida (= Platysomidés + Amphicentridés).

Tous les os de la ceinture pectorale exosquelettique, sauf le posttemporal, sont ornés de rides légèrement flexueuses et subverticales ; les rides sont particulièrement ondulées et plus épaisses sur l'avant de la plaque triangulaire du cleithrum.

La *nageoire pectorale* (Pl. III et Pl. IV, A) comprend environ une dizaine de rayons endosquelettiques (*R. E.*) qui s'inséraient sur un scapulocoracoïde ossifié ; trois parmi ces rayons, vers le bas de la nageoire, s'inséraient sur un métaptérygium (*Mpt*) assez allongé postérieurement.

La nageoire pectorale exosquelettique était sûrement moins longue proportionnellement que chez *Bobasatrania*, semblant à peine dépasser vers l'arrière — au moins d'après mon matériel — le niveau de la limite antérieure de l'insertion de la nageoire anale, limite qui est marquée par un angle du bord inférieur du corps. La nageoire comprend une trentaine de lépidotriches, dont les plus longs sont situés autour du cinquième à partir du haut de la nageoire. On n'a pas observé de fulcres ; les trois premiers lépidotriches (British Museum, P 10 454) sont divisés en segments subégaux, tandis que les lépidotriches suivants sont indivis sur une assez grande longueur. Ce n'est que vers l'extrémité de la nageoire que les lépidotriches se subdivisent longitudinalement. Cette nageoire, qui a encore une forme en éventail, est donc encore beaucoup plus proche de celle des Platysomida que de celle de *Bobasatrania*.

#### NAGEOIRE PELVIENNE.

La nageoire pelvienne est inconnue ; si elle existait, elle ne pouvait être que vestigiale.

#### NAGEOIRES IMPAIRES.

La *nageoire dorsale* comprend un endosquelette à baséostes assez courts comparables par leur forme à ceux de *Bobasatrania grænlantica* (voir Stensiö, 1932,

p. 143, fig. 44) ; ces éléments sont relativement larges, et il devait à chacun d'eux correspondre plusieurs lépidotriches (à l'inverse de chez *Bobasatrania*). Les lépidotriches sont très nombreux serrés, contigus latéralement ; les plus longs sont divisés en segments sensiblement égaux, et ceci presque dès leur base. Cette nageoire dorsale débute juste à l'angle formé par le bord supérieur du corps de l'animal. Les tout premiers lépidotriches sont courts, puis les lépidotriches suivants dans le sens rostrocaudal sont longs ; ensuite, les lépidotriches décroissent rapidement en hauteur, comme chez *Amphicentrum* (voir Traquair, 1879) ; les lépidotriches les plus postérieurs semblent indivis. Les articles des lépidotriches les plus développés présentent une fine ornementation comprenant sur chaque article quelques rides parallèles et peu nombreuses. La structure de cette nageoire dorsale est donc plus archaïque que celle de la nageoire correspondante de *Bobasatrania*.

La nageoire anale (Pl. IV, B), très allongée, montre des lépidotriches disposés sensiblement comme ceux de la nageoire dorsale (1).

La nageoire caudale est en général mal conservée ou absente sur mes spécimens : on peut seulement noter que les lépidotriches du bord inférieur de la queue débutent plus antérieurement que ceux du bord supérieur. Cette nageoire a été figurée par A. S. Woodward (1910, Pl. I, fig. 1).

#### ÉCAILLES.

La disposition des écailles a été très bien décrite par A. S. Woodward (1910, p. 4) ; nous renvoyons à ce sujet au travail de ce savant. Le nombre des écailles du supracleithrum au pédoncule caudal est égal à 48.

A. S. Woodward avait noté que les canaux de la ligne latérale principale du corps s'ouvraient à l'extérieur par des pores allongés verticalement en forme de fente (*f*) ; ces fentes existent en effet, mais, dans la rangée longitudinale d'écailles située juste au-dessous de la rangée des écailles à fentes, s'observent des pores arrondis (*p*) qui font exactement suite aux pores de la ligne latérale présents dans le supracleithrum (Pl. II, A). Les pores, allongés en fente, manquent d'ailleurs dans certaines écailles de leur rangée. L'existence de cette double rangée horizontale de pores ne s'explique vraisemblablement pas par une double ligne latérale du corps ; le canal de la ligne latérale devait, dans chaque rangée transversale d'écailles, s'ouvrir par des pores situés dans une écaille supérieure (pore unique en fente) et dans une écaille inférieure (un ou quelques petits pores arrondis) ; cette disposition n'est pas étonnante, si on la rapproche de ce que l'on connaît par ailleurs chez les Actinoptérygiens, chez lesquels il arrive parfois que des canalicules de canaux sensoriels de la tête s'ouvrent à l'extérieur dans un os voisin de

(1) Les caractères de la nageoire anale et de la nageoire dorsale sont bien apparents sur la figure de A. S. Woodward (Pl. I, 1910).



celui qui est traversé par le canal sensoriel (ex. Allis, 1909, Pl. VIII, *Dactylopterus volitans* et *Trigla hirundo*). Que les canalicules aient été distribués dans les rangées transversales d'écailles et sans les recouper montre qu'embryologiquement les rangées transversales d'écailles ont dû se former à partir de massifs cellulaires séparés également transversaux comme chez *Salmo salar* (voir Neave, 1936).

### BOBASATRANIA MAHAVAVICA WHITE

*Bobasatrania mahavavica* White, 1932.

Nous chercherons essentiellement dans cette description sommaire à dégager les principales différences qui opposent *Bobasatrania grønlandica* et *Bobasatrania mahavavica* ; ces deux espèces sont anatomiquement très voisines et ne se distinguent que par des caractères relativement peu importants. *Bobasatrania nathorsti* (= *Platysomus nathorsti*, Stensiö, 1921), du Spitzberg, est une espèce plus mal connue.

*Platysomus canadensis* Lambe (Trans. Roy. Soc. Canada, section IV, 1914) est, comme l'a admis Berg (1940), probablement un Bobasatraniidé, mais, en raison de la position très élevée de sa pectorale, ce fossile ne peut être un *Bobasatrania*. Un nouveau nom de genre doit être attribué à cet animal que je propose d'appeler *Lambeichthys*.

De même *Platysomus brewsteri* Warren (Trans. Roy. Soc. Canada, section IV, 1936), est aussi d'après la forme de son préoperculosousopercule un Bobasatraniidé et appartient peut-être même au genre *Bobasatrania*. « *Platysomus* » *canadensis* et « *Platysomus* » *brewsteri* ont été collectés dans le Trias inférieur du Canada.

#### ENDOCRANE.

Dans le matériel que j'ai examiné, la région orbitoethmoïdienne (*Eth*, Pl. VIII, A) est beaucoup plus souvent conservée que les ossifications de la partie postérieure de l'endocrâne ; elle est aussi en bien meilleur état, la région sphénoïdo-temporale et la région occipitale étant en général écrasées quand elles sont présentes. Ce fait semble montrer que la région orbitoethmoïdienne devait s'ossifier avant les autres, qui devaient d'ailleurs souvent rester cartilagineuses.

La région orbitoethmoïdienne (*Eth*, Pl. VIII, A) rappelle celle d'*Ecrinesomus* ; cependant, sa surface supérieure cartilagineuse semble avoir été un peu plus inclinée que chez ce genre. Comme chez *Ecrinesomus*, est présent un myodome antérieur (*my. a*) ; par contre, l'orifice du nerf olfactif n'a pu être observé. Le septum nasi (*s. n*) est représenté par un simple creux (sur le fossile le relief est inversé).

La région sphénoïdotemporale est trop mal et trop rarement conservée pour pouvoir être interprétée.

La région *occipitale* montre, dans un spécimen seulement, le condyle articulaire décrit par Nielsen, chez *Bobasatrania grœnlandica*.

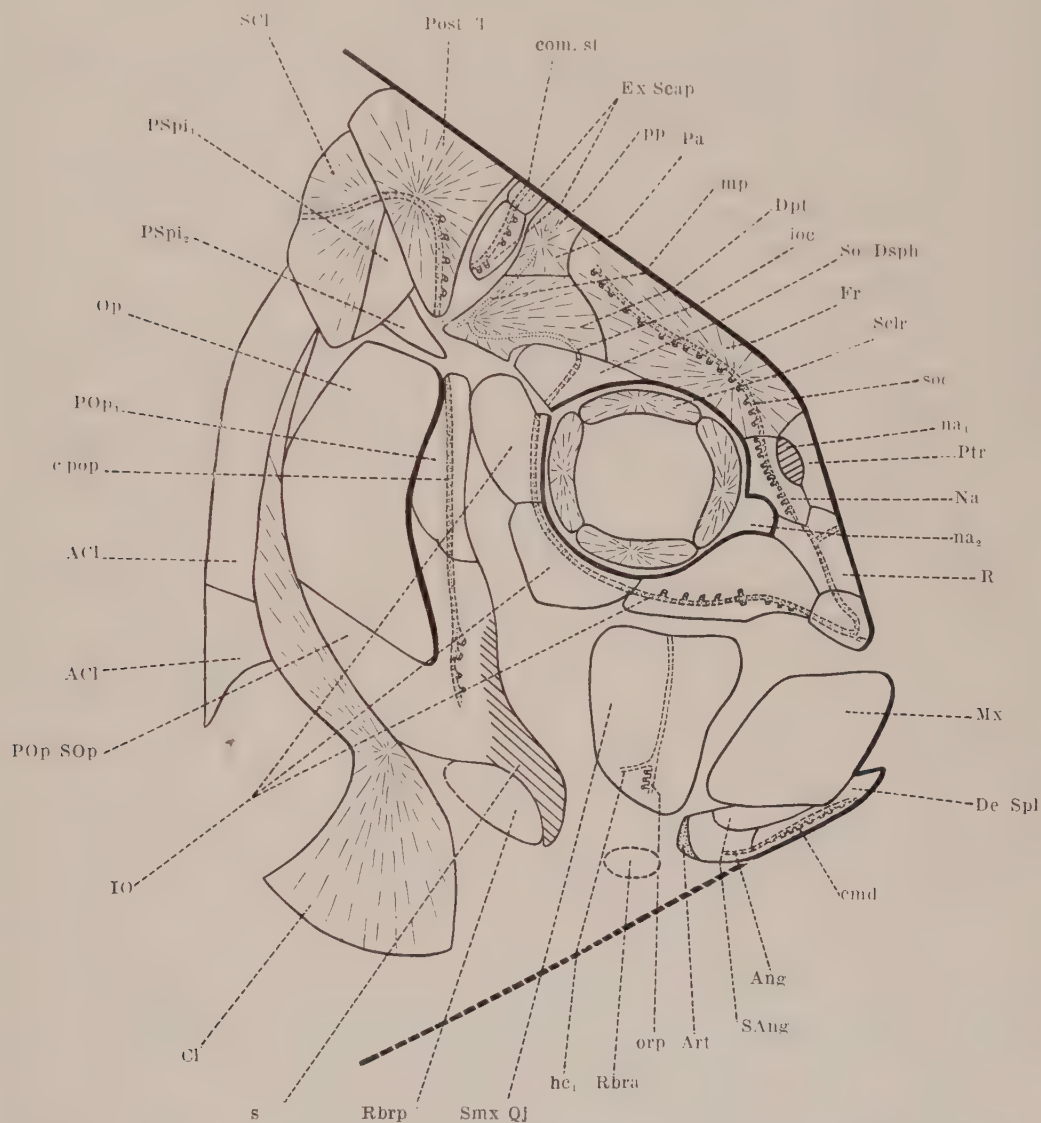


Fig. 5. — *Bobasatrania mahavavica* (x 5/2) : reconstruction des os dermiques de la tête en vue latérale.

*ACl*, anocleithrum ; *Ang*, angulaire ; *Art*, articulaire ; *Cl*, cleithrum ; *c. md*, canal mandibulaire ; *com. st*, commissure supratemporal ; *c pop*, canal préoperculaire ; *DeSpl*, dentalosplénial ; *Dpt*, dermoptérotique ; *Ex Scap*, extra-scapulaire ; *Fr*, frontal ; *hc1*, ligne sensorielle supramaxillaire ; *IO*, infraorbital ; *ioc*, canal infraorbitaire ; *mp*, pit line moyenne du toit cranien ; *Mx*, maxillaire ; *na1*, narine antérieure ; *na2*, narine postérieure ; *Na*, nasal ; *Op*, opercule ; *orp*, ligne sensorielle orale ; *Pa*, pariétal ; *POP1*, préoperculaire supérieur ; *POP SOP*, préoperculoquadratojugal ; *Post T*, posttemporal ; *pp*, pit line postérieure du toit cranien ; *PSpi1*, postspiraculaire postérieur ; *PSpi2*, postspiraculaire antérieur ; *Ptr*, postrostral ; *R*, rostral ; *Rbra*, rayon branchiostège antérieur ; *Rbrp*, rayon branchiostège postérieur ; *s*, surface lisse du préoperculosousopercule ; *SAng*, susangulaire ; *SCL*, supracleithrum ; *SCLR*, plaque sclérotique ; *Smx Qj*, supramaxilloquadratojugal ; *soc*, canal supraorbitaire ; *So Dsph*, supraorbitodermosphénétique.

## DERMOCRANE.

Les os *extrascapulaires* (*Ex Scap*) étaient parcourus par la commissure supratemporale ; leur nombre est extrêmement variable d'un exemplaire à l'autre (voir Pl. II, B, et Pl. VI, A). Suivant les spécimens de plus, ils sont en contact direct avec les os qui les précèdent (pariétaux, dermoptérotiques) et qui les suivent (posttemporaux) ou en sont séparés par des lacunes. La variabilité des os de la série extrascapulaire a déjà été notée chez de nombreux Poissons. Les extrascapulaires montrent une ornementation de rides subconcentriques ; l'extrascapulaire médian peut être réticulé.

Le *pariétal* (*Pa*, Pl. II, B ; Pl. VI ; fig. 5) semble un peu plus court sur la reconstitution (fig. 5) que chez *Bobasatrania grænlandica*, mais il n'y a pas là une véritable différence, car la longueur du pariétal est assez variable d'un individu à l'autre chez *Bobasatrania mahavavica*. Je n'ai pu observer sur ce pariétal aucune pit line dirigée vers l'angle postéromédial de l'os, comme chez *Bobasatrania grænlandica* ; une pit line oblique, par contre, est dirigée, comme il est normal chez la plupart des Actinoptérygiens anciens, vers l'angle postérolatéral de l'os : c'est donc la pit line postérieure (*pp*) du toit cranien. La pit line moyenne du toit cranien (*mp*) est aussi présente ; elle se poursuit sur le dermoptérotique. Je n'ai pu voir sur mon matériel le début du canal supraorbitaire sur le pariétal : cela ne prouve naturellement pas qu'il n'existait pas dans cet os ; les canaux sensoriels repérables ici, essentiellement par leurs pores, ne sont pas toujours faciles à détecter. La face inférieure du pariétal présente un bourrelet parallèle à son bord postérieur. Le pariétal est orné latéralement de rides flexueuses et médialement d'une réticulation. Le bord antérieur du pariétal est recouvert par le bord postérieur du frontal.

Le *dermoptérotique* (*Dpt*, Pl. II, B, Pl. VI ; fig. 5 ; supratemporointertemporal de Nielsen, 1952) est tout à fait comparable à celui de *Bobasatrania mahavavica*. Le long de son bord postérieur s'observe la pit line moyenne (*mp*) du toit cranien ; le dermoptérotique présente de plus une pit line (*p. ioc*) située à la place du canal infraorbitaire, mais qui n'a pas même tracé que ce même canal chez *Bobasatrania grænlandica*, la pit line infraorbitaire s'étendant plus longuement sur le dermoptérotique de *Bobasatrania mahavavica* que la partie otique du canal infraorbitaire sur le dermoptérotique de *Bobasatrania grænlandica*. Nous n'avons pas, chez *Bobasatrania mahavavica*, remplacement de la pit line postérieure et de la pit line moyenne du toit cranien par des canaux comme chez *Bobasatrania grænlandica* ; nous avons ici affaire à de vraies pit lines, et c'est même la partie otique du canal infraorbitaire qui est remplacée par une pit line, au moins dans certains spécimens observés ; au contraire, en effet, dans d'autres spécimens de *Bobasatrania mahavavica*, la partie otique du canal infraorbitaire est bien un canal. La comparaison de *Bobasatrania grænlandica* et de *Bobasatrania mahavavica* montre donc qu'il y a



équivalence entre les canaux vrais et les pit lines, comme on l'avait déjà observé chez *Watsonulus* (Lehman, 1952, p. 165). De plus, une anomalie dans la disposition des pit lines a pu être observée sur un dermoptérotique : la pit line moyenne du toit cranien peut être partiellement dédoublée en deux pit lines parallèles (Pl. III A). Le dermoptérotique présente des rides flexueuses, mais parfois près de son bord médial et de son bord postérieur une ornementation réticulée.

Le *supraorbitodermosphénitique* (*So Dsph* ; Pl. II, B ; Pl. VI ; fig. 5) semble un peu moins développé que chez *Bobasatrania grænlandica*.

Le *frontal* (*Fr*, Pl. II B ; Pl. VI ; fig. 5), par contre, est plus allongé à la fois vers l'avant et vers l'arrière que chez *Bobasatrania grænlandica*, car il atteint la narine externe antérieure ; cet os présente un centre de radiation au voisinage de la courbure antérieure du canal supraorbitaire (*soc*) qui le parcourt. Son contact avec l'orbite est aussi plus long que chez *Bobasatrania grænlandica*. Sa face inférieure présente un bourrelet parallèle au bord orbitaire de l'os. Le frontal est orné de rides, sauf latéralement, médialement et antérieurement. Son bord antérieur était recouvert par le bord postérieur du nasal.

Le *nasal* (*Na*, Pl. II, B ; Pl. VI ; fig. 5) est échancré sur son bord médial par la narine antérieure ( $na_1$ ) et sur son bord orbitaire par la narine postérieure ( $na_2$ ) ; la narine antérieure ( $na_1$ ) est plus développée que chez *Bobasatrania grænlandica* et atteint par suite le frontal. Le nasal semble un peu plus court en général que chez *Bobasatrania grænlandica*.

Le *postrostral* (*Ptr*, Pl. II, B ; Pl. VI ; fig. 5) semble aussi moins allongé que chez *Bobasatrania grænlandica*.

Le *rostral* (*R*, Pl. II, B ; Pl. VI ; fig. 5) est parcouru à la fois par l'avant du canal infraorbitaire (*ioc*) et par la commissure ethmoïdienne, dont les traces sont visibles sous forme de bourrelets à la face inférieure de l'os. Le rostral est pair. White l'avait considéré comme impair (os  $PR_2$  de la description de White) ; il est évidemment possible que les deux rostraux puissent parfois se fusionner.

Le nasal, le postrostral et le rostral sont ornés de stries flexueuses parfois réticulées.

Les *infraorbitaires* (*IO*, Pl. II, B ; Pl. V ; Pl. VI, A et B ; Pl. VII, C ; Pl. VIII, A et B ; fig. 5) sont au nombre de quatre ; on n'a pas observé des variations du nombre de ces os, comme chez *Ecrinesomus* ; seules les limites contiguës des infraorbitaires peuvent avoir un tracé légèrement différent d'un spécimen à l'autre. Dans l'infraorbitaire le plus grand, situé juste en arrière de l'infraorbitaire le plus antérieur, le canal infraorbitaire (*ioc*) présente, dans sa partie antérieure, une convexité dirigée vers le haut. Dans l'infraorbitaire antérieur, le canal infraorbitaire décrit une boucle, mais un peu moins courbe que chez *Bobasatrania grænlandica*. Ces os portent des rides subverticales ou flexueuses (ceci au voisinage du canal sensoriel).

Le *préopercule* (Pl. V ; Pl. VI A, B ; Pl. VIII, B ; fig. 5) est divisé en deux constituants : un préoperculaire supérieur ( $POp_1$ ) et un préoperculaire inférieur, lequel est probablement fusionné avec le sousopercule ( $POp SOp$ ). Le préoperculaire supé-

rieur n'a pas même forme que chez *Bobasatrania grænlandica*, ayant sa partie supérieure beaucoup plus étroite que sa partie inférieure.

Le préoperculosousopercule contient sûrement un composant préoperculaire puisqu'il contient la partie inférieure du canal préoperculaire (*c. pop*) ; qu'il contienne aussi un composant sousopercule, comme l'admet Nielsen, est probable, mais tout de même moins évident, car normalement le sousopercule n'est pas situé exactement au même niveau que les os plus antérieurs, mais un peu plus profondément ; cependant, la forme de l'arrière de l'os rend très vraisemblable l'interprétation de Nielsen ; s'il en est bien ainsi, *Bobasatrania* est donc, à ce point de vue aussi, un genre très évolué dans un sens particulier. La partie antérieure du préoperculosousopercule est lisse et non ornée ; comme elle ne peut représenter une zone d'imbrication puisque les os préoperculaires sont presque partout — sauf au contact de l'infraorbitaire supérieur — séparés des os de la joue plus antérieure, cette zone lisse (*s*) doit correspondre à une partie de l'os qui était située assez profondément dans la peau de la joue. Les deux os préoperculaires sont ornés l'un et l'autre de rides subverticales.

Le *supramaxilloquadratojugal* (*Smx Qj*, Pl. II, B ; Pl. V ; Pl. VI, A et B ; Pl. VII A et D ; fig. 5) est plus large et plus massif que chez *Bobasatrania grænlandica*, d'après la reconstitution de Nielsen ; cet os est séparé des infraorbitaires, mais son bord supérieur est néanmoins parallèle aux bords inférieurs de deux de ces os. Il est parcouru par la ligne sensorielle supramaxillaire (*hc<sub>1</sub>*) et par la ligne sensorielle orale (*orp*) ; ces lignes forment ici le plus souvent de véritables canaux, mais peuvent être remplacées aussi au moins partiellement par des pit lines. Le tracé des lignes sensorielles de la figure 5 n'est pas exactement le même que chez *Bobasatrania grænlandica*, mais, d'un spécimen à l'autre, on observe chez *Bobasatrania mahavavica* des variations de direction assez amples de la ligne orale dont l'extrémité distale peut aussi être dirigée vers le maxillaire.

L'ornementation du *supramaxilloquadratojugal* est variable : elle comprend, en général, surtout des rides subverticales, mais parfois ces rides (Pl. VI, A) décrivent des volutes assez complexes. La face médiale de l'os présente, comme chez *Bobasatrania grænlandica*, un bourrelet épais, presque vertical.

Le *maxillaire* (*Mx*, Pl. II, B ; Pl. VI, B ; Pl. VII, A et B ; fig. 5) de forme sublo-sangique est plus massif que chez *Bobasatrania grænlandica* ; dépourvu de dents, il n'était pas en contact avec le *supramaxilloquadratojugal*. L'ornementation du maxillaire est variable : elle est formée le plus souvent surtout de rides subverticales (Pl. VI, B ; Pl. VII, A), mais présente parfois aussi un aspect réticulé (Pl. VII, D). Cet exemple montre que l'ornementation n'est pas toujours d'allure constante sur les os dermiques de *Bobasatrania mahavavica*.

Les os *postspiraculaires* comprennent (Pl. V ; Pl. VI, A ; fig. 5) :

1° Un *postspiraculaire* postérieur (*P Spi<sub>1</sub>*) toujours en contact avec le *supra-cleithrum* et le *posttemporal* ;

2° Un postspiraculaire antérieur (*P Spi*<sub>2</sub>). Cet os a été figuré par Nielsen (1952) comme étant en contact avec le posttemporal. Sur le matériel de *Bobasatrania mahavavica*, il touche tantôt le posttemporal, tantôt l'opercule, et est parfois sans contact avec ces deux os ; je crois, par suite, que le bord supérieur et le bord inférieur du postspiraculaire antérieur devaient être libres, mais que, par contre, son bord postérieur devait toujours être en contact avec le postspiraculaire postérieur. Parfois, comme c'est aussi le cas chez *Whiteia*, ce postspiraculaire antérieur est double.

#### OS DERMQUES DE LA FACE INFÉRIEURE DU CRANE.

Le parasphénoïde (*PSph*, fig. 6) appartient au type allongé postérieurement. Comme chez *Bobasatrania grœnlandica*, il présente un long processus ascendant (*pr. asc*) dirigé vers la région spiraculaire. Je n'ai pu observer sous le centre de radiation de cet os chez *Bobasatrania mahavavica* une expansion en forme de lobe dirigée vers le bas comparable à celle décrite par Nielsen dans l'espèce du Groenland ; peut-être cependant cette absence tient-elle seulement à une déficience du matériel. Le parasphénoïde s'élargit beaucoup vers l'arrière et ses deux flancs postérieurs latéraux, moins développés que chez *Bobasatrania grœnlandica*, remontent des deux côtés de la région otico-occipitale de l'endocrâne.

Tout près de son centre de radiation, le parasphénoïde est perforé par un gros orifice pair (*c. i*) dont chacun fait suite à un sillon dirigé postéro-antérieurement et légèrement vers le haut ; par ces orifices devaient donc passer les carotides internes. Non loin de chaque orifice de la carotide interne, mais plus latéralement, s'observe un petit orifice (*aps*) faisant suite à un très court canal dirigé vers le haut ; ce canal devait contenir un vaisseau qui, vraisemblablement, d'après sa direction, devait aller se jeter dans la carotide interne : ce vaisseau devait donc être l'artère pseudobranchiale efférente (voir Allis, 1897, 1911 ; Demme, 1860 ; Stensiö, 1925). Le parasphénoïde était donc perforé ici probablement à la fois par les carotides internes et par les artères pseudobranchiales efférentes : ces dernières artères, chez les Actinoptérygiens fossiles connus à ce point de vue, ne perforent pas le parasphénoïde ; s'il en est ainsi chez *Bobasatrania*, c'est sans doute par suite de l'aplatissement du crâne dans le sens transversal. L'orifice de l'artère pseudo-

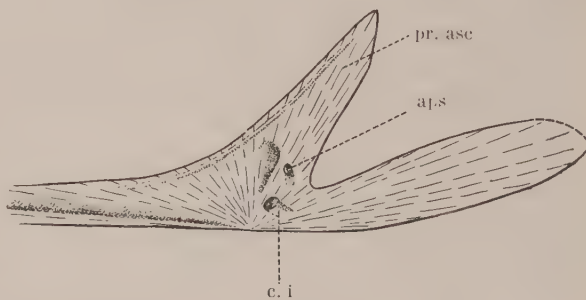


Fig. 6. — *Bobasatrania mahavavica* ( $\times 15/4$ ) : reconstitution partielle du parasphénoïde.

*aps*, orifice de l'artère pseudobranchiale efférente ; *c. i*, orifice de l'artère carotide interne ; *pr. asc*, processus ascendant du parasphénoïde.



branchiale efférente montre de plus que ce vaisseau devait être en partie plus postérieur que chez les Actinoptérygiens en général. Rappelons que le trajet des carotides au voisinage du centre de radiation du parasphénoïde est assez variable chez les Actinoptérygiens (voir Lehman, 1953, p. 17).

Une plaque *vomérienne* (*Vo*, Pl. VIII, A), massive, en forme d'hexagone allongé, mais aigu à son extrémité antérieure et à son extrémité postérieure, portait de grosses dents obtuses ; comme la plaque elle-même n'est pas conservée, mais seulement son empreinte et celles des dents qu'elle portait, elle devait être essentiellement cartilagineuse ; la plaque montre de plus un fossé médian antéro-postérieur.

### *Os operculaires.*

L'*opercule* (*Op*, Pl. II, B ; Pl. V ; Pl. VI, A et B ; Pl. VII, C ; Pl. VIII, A et B ; fig. 5) est probablement plus concave antérieurement que chez *Bobasatrania grænländica* (1). L'*opercule* de *Bobasatrania mahavavica* présente, suivant les spécimens, des largeurs assez inégales. Il est orné de rides presque toutes subverticales. Nous avons déjà parlé du *sousopercule* à propos du préoperculosousopercule (voir ci-dessus).

Nielsen a décrit chez *Bobasatrania grænländica* deux *rayons branchiostèges* (*Rbr*) : un postérieur (*Rbrp*) sous le préoperculosousopercule et un antérieur (*Rbra*) à l'arrière de la mandibule ; ces deux éléments de forme elliptique existent aussi chez *Bobasatrania mahavavica* (Pl. V ; Pl. VI, A et B ; Pl. VIII, B ; fig. 5) ; il est toutefois possible que le rayon branchiostège antérieur ne soit pas constant.

### SQUELETTE VISCÉRAL.

1° Le *palatocarré* et ses os dermiques sont généralement mal conservés et très écrasés. Seul dans mon matériel, l'entoptérygoïde (*Enpt*, Pl. VIII, C) est net : il est tout à fait comparable à celui de *Bobasatrania grænländica*.

2° La *mandibule* est remarquablement bien conservée dans un seul spécimen (Pl. VII, D) : elle comprend, à l'arrière, dans la région condyloire, un petit articulaire (*Art*) peu développé ; sa face externe comprend un angulaire (*Ang*) parcouru par la partie postérieure du canal mandibulaire (*cmd*) qui se recourbe dans cet os ; une pit line parallèle au bord supérieur de l'angulaire représente la pit line orale (*orp*, Pl. VII, D), dont une autre partie est visible sur le supramaxilloquadratojugal. L'angulaire est séparé du *dentalosplénial* (*De Spl*) par une suture presque verticale ; sur le dentalosplénial s'observent les pores du canal mandibulaire (*p. cmd*) légèrement convexe vers le haut. L'avant du dentalosplénial est lisse (inclus assez profondément dans la peau probablement) et l'os ne porte pas de dents.

(1) Il faut noter cependant que l'excellente reconstitution figurée par Nielsen (1952) est donnée par ce savant comme relativement schématique.

Au-dessus de l'angulaire et de l'arrière du dentalosplénial est présent un troisième os dermique inconnu jusqu'ici chez *Bobasatrania* ; cet os est en grande partie lisse et c'est probablement pour cette raison qu'il n'avait pas été observé jusqu'ici ; il correspond donc essentiellement à la zone de la mandibule qui pouvait être recouverte par le maxillaire. On ne peut l'interpréter que comme un *susangulaire* (*SAng*) ; il est naturellement possible qu'il se fusionne parfois, soit à l'angulaire, soit plutôt au dentalosplénial ; la fusion du susangulaire est d'ailleurs connue chez d'autres Actinoptérygiens (ex. : *Birgeria nielsen*, Lehman, 1952, p. 102).

Les os dermiques externes de la mandibule montrent une ornementation réticulée.

### 3° Arc hyoïdien :

A. L'*hyomandibulaire* (*Hymd*, Pl. VII, C) n'est visible que sur quelques spécimens. Il comprend une tête articulaire renflée, pratiquement verticale, et une plaque trapézoïdale plus inférieure. Sur la face externe de l'os, une côte moins convexe vers l'arrière que chez *Bobasatrania grænlandica* fait suite sur la plaque trapézoïdale au bord postérieur de la tête articulaire. Juste en arrière et en bas de la tête articulaire est visible un petit orifice par lequel devait passer le tronc hyoïdo-mandibulaire du facial (*VII*) ; cependant, comme la face médiale de l'*hyomandibulaire* n'est pas présente dans mon matériel, l'orifice de sortie de ce tronc n'a pu être observé, et mon interprétation reste en partie hypothétique, quoique la position de ce foramen par rapport à la tête articulaire de l'os soit favorable à cette interprétation. Des stries convergent vers la base de la tête articulaire de l'*hyomandibulaire*.

B. Parmi les deux *cératoxygaux*, le *cératohyal* postérieur est trop mal conservé pour que sa forme puisse être décrite. Le *cératohyal* antérieur (*CHy<sub>1</sub>*, Pl. VII, A) était épaissi à ses deux extrémités ; la surface supérieure et la surface inférieure de l'os en vue latérale étaient, par contre, assez minces, surtout près du centre de l'os. Ce *cératohyal* rappelle donc, dans une certaine mesure, celui de *Pteronisculus aldingeri* (Nielsen, 1942, fig. 43).

C. Les *hypoxygaux* (*Hhy*, Pl. VII, A) semblent un peu plus courts et plus massifs que chez *Bobasatrania grænlandica* ; cette différence, liée probablement à l'ossification, n'a toutefois probablement pas une valeur spécifique ; elle peut être en relation, en effet, avec la croissance des spécimens.

### 4° Arcs branchiaux :

A. Les *cératobranchiaux* (*CBr*, Pl. VIII, A, B) sont au nombre de quatre paires ; leur face médiale présente une concavité allongée à la partie supérieure de l'os et une concavité plus courte, mais plus large, dans sa partie inférieure. Sur ces *cératobranchiaux* sont parfois visibles des traces de rayons branchiaux (B. M., n° P 17 110).

B. Les *hypobranchiaux* (*HBr*, Pl. VIII, A) sont grossièrement quadrangulaires ; les *hypobranchiaux* (au moins ceux des trois premiers arcs) sont ossifiés dans un

spécimen de *Bobasatrania mahavavica*, mais sont, au contraire, cartilagineux chez *Bobasatrania grænlandica* ; l'hypobranchial I est nettement plus développé que les hypobranchiaux des arcs suivants.

C. Le *basibranchial* (*Bbr*, Pl. VIII, A) est représenté par une plaque cartilagineuse de forme subelliptique à partie centrale inférieure, légèrement concave, recouverte d'os périchondral ; la photographie (Pl. VIII A) montre le contact de cette plaque avec certains hypobranchiaux. La plaque était couverte dorsalement de dents obtuses qui s'inséraient sur elle, mais sur sa partie cartilagineuse non conservée sur le fossile.

#### ÉTUDE DU CORPS.

Je me contenterai, à ce sujet, d'indications assez sommaires. *Bobasatrania mahavavica* est presque identique, en ce qui concerne l'anatomie du corps, à *Bobasatrania grænlandica* très bien décrite par Stensiö en 1932.

#### CEINTURE PECTORALE.

La ceinture pectorale exosquelettique comprend les os dermiques suivants : un *supracleithrum*, deux *anocleithras*, un *cleithrum*, une *clavicule*.

Le *supracleithrum* (*SCI*, Pl. V ; Pl. VI, A ; fig. 5) a son bord postérieur plus arrondi que chez *Bobasatrania grænlandica*. Cet os est orné de rides onduleuses.

Les deux *anocleithra* (*ACI*, Pl. V, Pl. VI, A ; fig. 5) présentent une ornementation de crêtes subverticales comparable à celle des écailles.

Le *cleithrum* (*Cl*, Pl. V ; Pl. VI, A ; Pl. VII, B ; Pl. VIII, B ; fig. 5) est tout à fait comparable au *cleithrum* de *Bobasatrania grænlandica*, mais le bord antérieur de sa lamelle qui limite postérieurement la cavité branchiale est crénelé ; cette lamelle dépourvue d'ornementation semble ici plus étendue que dans la reconstitution de Stensiö (1932, fig. 46) concernant *Bobasatrania grænlandica* ; la face externe du *cleithrum* est ornée de rides subverticales plus grossières, en général, sur la partie inférieure de l'os.

La *clavicule* n'a pu, dans mon matériel, être mise en évidence.

La ceinture pectorale endosquelettique (Pl. VIII, B) comprend :

1° Une pièce supérieure *Sc* correspondant à la pièce *Eg. d*, décrite par Nielsen chez *Bobasatrania grænlandica* ; cette pièce *Sc* n'a pas exactement la même forme que la pièce *Eg. d*, de cette espèce ; on retrouve bien la *margo radialis* convexe, mais la pièce *Sc* semble plus longue que *Eg. d*, et c'est sur son bord antérieur l'angle inférieur qui est le plus aigu. On n'a pas observé non plus le long processus supérieur dessiné par Nielsen chez *Bobasatrania grænlandica* ; peu au-dessous du niveau du milieu de son bord médian, la plaque était perforée par un nerf diagonal (*ndz*). Cette plaque *Sc* est probablement un *scapulaire*.



2° Une plaque inférieure est vraisemblablement le coronoïde; dédoublée, cette plaque n'a pas du tout même forme que chez *Bobasatrania grænlandica* : elle comprend : a) une partie antérieure  $C_1$  à surface externe concave qui vient en contact avec la face antérieure du cleithrum qui limite postérieurement la chambre branchiale, et b) une plaque postérieure  $C_2$  à deux processus inférieurs aigus, mais plus massive que la plaque *Eg. v.* de *Bobasatrania grænlandica*. Les deux ossifications  $C_1$  et  $C_2$  sont séparées sur le fossile, soit qu'une cassure les ait séparées, soit plus probablement qu'elles aient été réunies du vivant de l'animal par du cartilage. Il est possible que la plaque coracoïde antérieure ( $C_1$ ) soit homologue à la petite plaque mésocoracoïde que j'ai décrite chez *Birgeria nielsenii* (Lehman, 1952, p. 107; fig. 70), mais la plaque  $C_1$  de *Bobasatrania mahavavica* est beaucoup plus développée que la plaque mésocoracoïde de *Birgeria nielsenii*, fait qui est peu favorable à cette interprétation.

Il est probable que les différences observées à propos de la forme et de la disposition des plaques de la ceinture scapulaire endosquelettique chez *Bobasatrania mahavavica* et chez *Bobasatrania grænlandica* sont en rapport avec l'intensité inégale des processus d'ossification.

#### NAGEOIRE PECTORALE.

L'endosquelette de la nageoire pectorale (Pl. VIII, B) est surtout net dans le spécimen B. M., n° P 25 361 ; elle est tout à fait comparable, si ce n'est identique, à celle de *Bobasatrania grænlandica* avec un métaptérygium à la base de sa partie proximale.

L'exosquelette de la nageoire pectorale (Pl. V) est très long, mais ne semble toutefois pas dépasser vers l'arrière (au moins d'après mon matériel) l'angle du bord inférieur du corps qui précède la nageoire anale. Cet exosquelette de la pectorale de *Bobasatrania mahavavica* est tout à fait conforme à celui de la pectorale de *Bobasatrania grænlandica* décrit par Stensiö, à part que les premiers articles (articles proximaux) des lépidotriches sont souvent assez nettement plus longs que les suivants.

#### NAGEOIRE PELVIENNE.

1° Sous le cleithrum, on observe parfois des éléments osseux de forme rubanée. Il s'agit peut-être de l'endosquelette de la ceinture pelvienne, mais le matériel ne m'a pas permis de vérifier si ces éléments sont bien constants. S'il s'agit bien de la ceinture, elle était beaucoup plus massive que chez *Bobasatrania grænlandica*.

2° Deux ossifications terminées en crochet postérieurement, mais semblant un peu plus larges que chez *Bobasatrania grænlandica*, représentent les rayons endochondraux de cette nageoire ; celle-ci ne subsiste donc plus chez *Bobasatrania*

qu'à l'état vestigial. Ce fait est important, car, malgré des caractères communs assez nombreux, il exclut vraisemblablement *Bobasatrania* de l'origine directe des Pycnodontidés qui possèdent encore de petites pelviennes complètes.

#### NAGEOIRES IMPAIRES.

Les *axonostes* (*Ax*) sont visibles sur quelques spécimens (Pl. IX, B) ; ils ne se distinguent en rien de ceux qu'a observés Stensiö chez *Bobasatrania grænlantica* (Stensiö, 1932, fig. 44) ; ils présentent notamment même mode d'articulation entre eux avec sillon articulaire antérieur et postérieur.

Quand les axonostes sont présents, ils sont entièrement ossifiés, au contraire des axonostes les plus antérieurs de *Bobasatrania grænlantica*, selon Stensiö, 1932.

La *nageoire anale* comprend environ 40 lépidotriches ; White n'en avait compté que 35 ; il est probable que, si j'en ai trouvé un nombre un peu plus grand, c'est que les lépidotriches antérieurs serrés sont difficiles à observer. De toute façon, ce nombre est inférieur à celui des lépidotriches de l'anale de *Bobasatrania grænlantica* (60 à 65).

La *nageoire dorsale* comprend environ 55 lépidotriches, chiffre d'ailleurs déjà donné par White, tandis que la dorsale de *Bobasatrania grænlantica* en a environ 90 ; il est donc probable que, chez *Bobasatrania mahavavica*, il y avait un *baséoste* par lépidotriche (caractère évolué par rapport à *Bobasatrania grænlantica*).

Dans l'anale et la dorsale, les lépidotriches les plus postérieurs sont subdivisés transversalement jusqu'à leurs bases ; les cinq à six lépidotriches antérieurs sont contigus ; les lépidotriches suivants sont, au contraire, espacés. Le cinquième ou le sixième lépidotriche est le plus élevé, puis la nageoire décroît assez brusquement en hauteur, la longueur des lépidotriches restant presque constante jusqu'aux extrémités des nageoires.

La *nageoire caudale* est pratiquement identique à celle de *Bobasatrania grænlantica* ; les lépidotriches supérieurs du lobe sont contigus. On a compté 14 lépidotriches insérés sur le petit lobe ventral (12 chez *Bobasatrania grænlantica*) ; parmi ces lépidotriches, huit ne se dichotomisent pas apicalement.

#### SQUELETTE AXIAL.

Des traces de *basidorsaux* (*BD*) et d'épines neurales (*EN*) sont présents (Pl. IX, A). Les bases des basidorsaux embrassaient nettement la notochorde. Les deux branches (supérieure et inférieure) de l'épine neurale formaient un angle plus obtus que chez *Bobasatrania grænlantica* (voir Stensiö, 1932, fig. 44).

## CONCLUSION

## PLACE DES BOBASATRANIIFORMES DANS LA CLASSIFICATION.

L'ordre des Bobasatraniiformes (Berg, 1940) renferme les deux seuls genres *Ecrinesomus* et *Bobasatrania*. Dès la découverte de *Bobasatrania*, Stensiö (1932, p. 139) soulignait que la joue de cet animal se rapprochait à certains égards de celle des Pycnodontides et proposait comme vraisemblable l'hypothèse de l'origine des Pycnodontides à partir d'un rameau de Chondrostéens qui aurait compris les Platysomides, les Doryptérides et les Bobasatraniides. Woodward (1932), par contre, considérait *Bobasatrania* comme un Platysomide, mais rapprochait aussi les Pycnodontides de *Bobasatrania* ; ce savant a donc abandonné l'hypothèse de Traquair (1879), selon laquelle les Pycnodontides seraient des Holostéens, les Platysomides des Chondrostéens, et auraient une origine différente, les Pycnodontides dérivant de formes voisines de *Lepidotes* ; Woodward classe même les Pycnodontides dans les Subholostéens. M<sup>lle</sup> Rayner (1941, p. 232) se rallie à cette conclusion et propose d'exclure les Pycnodontides des Holostéens, en raison de la brièveté de leur parasphénoïde et de la présence d'un os supraoccipital dans leur crâne. Stensiö (1947) remarque, à ce sujet, que, les Holostéens n'étant pas une unité systématique naturelle, il n'y a pas de raison au moins provisoirement d'en exclure les Pycnodontides.

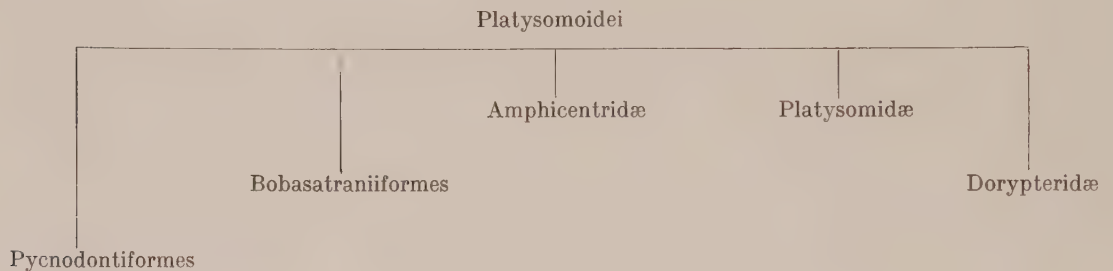
Pour Westoll (1943), *Bobasatrania* dérive probablement d'un ancêtre *Platysomus*, et *Dorypterus* tire vraisemblablement aussi son origine des *Platysomidæ sensu lato* ; les Pycnodontides, encore trop mal connus pour permettre un jugement définitif, auraient pris probablement naissance à partir du même groupe de Poissons à corps aplati à partir duquel se sont formés *Dorypterus* et *Bobasatrania*, donc des *Platysomidæ sensu lato*. Dunkle et Hibbard (1946) notent que la structure de la mandibule chez *Micropycnodon* semble plutôt en faveur de cette hypothèse. Enfin, De Saint-Seine (1949) estime que les Platysomidés proprement dits étaient un groupe trop spécialisé « pour avoir pu donner naissance à quelque chose de nouveau ». Nous voyons donc que la plupart des auteurs s'accordent pour rapprocher les Platysomoidei, les Doryptériformes et les Bobasatraniiformes, mais que les rapports de ces trois groupes restent assez peu clairs.

Cependant, les travaux de Moy Thomas (1939), de Moy Thomas et de Bradley Dyne (1938) et de Bradley Dyne (1939) ont montré que les Platysomoidei (sous-ordre) comprennent deux familles, les *Amphicentridæ* et les *Platysomidæ*, qui représentent vraisemblablement deux lignées différentes : les *Amphicentridæ* se distinguent des *Platysomidæ* par la possession d'une denture broyeuse et par l'absence de dents sur le maxillaire et le prémaxillaire chez *Cheirodopsis* comme chez *Amphicentrum*. Les Bobasatraniiformes pourraient donc dériver d'un ancêtre



Amphicentridé (ou d'un animal proche de ce groupe) ; il est d'ailleurs clair qu'une forme aussi différenciée que *Platysomus* (voir Moy Thomas et Bradley Dyne, 1938, fig. 37) a un maxillaire qu'il semble difficile de comparer au maxillaire et au supramaxilloquadratojugal des Bobasatraniiformes ; il est plus facile de rapprocher la partie maxillaire de la joue de *Mesolepis*, *Wardichthys* (*Platysomidæ* ; Traquair, 1879, 1907) et surtout celle des *Amphicentridæ* de celle des Bobasatraniiformes. Westoll (1941, p. 49) a noté que, par contre, *Dorypterus* se rapprochait plutôt de la famille des *Platysomidæ*.

Il est certain, par ailleurs, que les Bobasatraniiformes ne sauraient être les ancêtres directs des Pycnodontides : ces deux groupes sont, en effet, notablement différents : les Bobasatraniiformes possèdent, au contraire des Pycnodontides, un parasphénoïde très allongé ; les Pycnodontides ont un élément osseux médian impair entre les pariétaux (« supraoccipital ») ; enfin, les Pycnodontides ont encore des nageoires pelviennes, tandis que celles-ci ont pratiquement disparu chez les Bobasatraniiformes. Les relations phylétiques hypothétiques de ces divers groupes sont résumées dans le schéma ci-dessous :



Il est intéressant de remarquer, de plus, que les groupes d'Actinoptérygiens primaires et triasiques chez lesquels le préopercule peut être divisé en plusieurs os sont assez rares. En dehors des Bobasatraniiformes possèdent ce caractère *Platysomus parvulus* (selon Moy Thomas, 1939, p. 117) parmi les *Platysomidæ*, « *Heterolepidotus sauroides* » (Westoll, 1937) parmi les *Eugnathidæ*, *Jacobulus*, *Thomasinotus* (Lehman, 1952, fig. 125, 129), *Promecosomina* (Wade, 1940) parmi les *Parasemionotidæ*. Dans tous ces cas, la fragmentation du préopercule semble en rapport avec celle du complexe palatomaxillaire corrélatrice du redressement du suspensorium.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLIS (E. P.). 1897. — The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva* (*Journ. of Morphol.*, vol. **12**).
- ALLIS (E. P.). 1909. — The cranial anatomy of the mail cheeked Fishes (*Zoologica* [Stuttgart], vol. **57**).
- ALLIS (E. P.). 1911. — The pseudobranchial and carotid arteries in *Polyodon spathula* (*Anat. Anzeig.*, vol. **39**).
- BERG (L. S.). 1940. — Classification of Fishes both recent and extinct (*Trav. de l'Inst. Zool. Acad. Sci. U. R. S. S.*, t. **5**, livre II).
- BESAIRIE (H.). 1946. — La géologie de Madagascar en 1946 (Gouvernement général de Madagascar et dépendances : *Annales géol. Service des Mines*, fasc. n° 12).
- BESAIRIE (H.). 1952. — Géologie de Madagascar. Le bassin de Majunga (Haut Commissariat de Madagascar et dépendances : *Travaux du Bureau géologique*, n° 38).
- BRADLEY DYNE (M.). 1939. — The skull of *Amphicentrum granulosum* (*Proc. Zool. Soc.*, Londres, série B, vol. **109**).
- DEMME (R.). 1860. — Das arterielle Gefässsystem von *Acipenser ruthenus* (*Inaug. Diss.*, Vienne).
- DUNKLE (D. H.) et HIBBARD (C. W.). 1946. — Some comments upon the structure of a Pycnodontid Fish from the Upper Cretaceous of Kansas (*Bull. of the Univers. of Kansas*, vol. **31**, 1<sup>re</sup> partie).
- LEHMAN (J. P.). 1952. — Étude complémentaire des Poissons de l'Éotrias de Madagascar (*Kungl. Sv. Vetenskapsakad. Handl.*, 4<sup>e</sup> série, vol. **2**, n° 6).
- LEHMAN (J. P.). 1953. — Étude d'un *Perleidus* du Trias de Madagascar (*Ann. Paléontologie*, t. **39**).
- MOY THOMAS (J. A.). 1939. — *Paleozoic Fishes*, Methuen, éd., Londres.
- MOY THOMAS (J. A.) et BRADLEY DYNE (M.). 1938. — The Actinopterygian Fishes from the Lower Carboniferous of Glencartholm Eskdale, Dumfriesshire (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, vol. **49**, 2<sup>e</sup> partie).
- NEAVE (F.). 1936. — The development of the scales of *Salmo* (*Trans. Roy. Soc. Canada*, série 3, vol. **30**).
- NIELSEN (E.). 1952. — A preliminary note on *Bobasatrania grœnlandica* (*Meddelelser fra Dansk Geol. Fôr.*, vol. **12**, fasc. 12).
- PIVETEAU (J.). 1934. — Paléontologie de Madagascar, XXI. Les Poissons du Trias inférieur, contribution à l'étude des Actinoptérygiens (*Ann. Paléontologie*, t. **23**).
- RAYNER (D.). 1941. — The structure and evolution of the Holostean Fishes (*Biol. Reviews*, vol. **16**).
- SAINT-SEINE (P. DE). 1949. — Les Poissons des calcaires lithographiques de Cérin (Ain) (*Nouvelles Archives Muséum Hist. Nat., Lyon*, fasc. 2).
- STENSIÖ (E.) [ANDERSON]. 1916. — Beschreibung einiger Fischreste aus Madagascar und Siam (*Geol. Inst. Bull.* [Upsala], vol. **13**, fasc. 2).
- STENSIÖ (E.). 1921. — Triassic Fishes from Spitzbergen, 1<sup>re</sup> partie, Vienne.
- STENSIÖ (E.). 1925. — Triassic Fishes from Spitzbergen, 2<sup>e</sup> partie (*Kungl. Sv. Vetenskapsakad. Handl.*, 3<sup>e</sup> série, vol. **2**, n° 1).
- STENSIÖ (E.). 1932. — Triassic Fishes from East Greenland (*Meddelelser om Grönland*, vol. **83**, n° 3).
- TEIXEIRA (C.). 1954. — Sur un Cératodontidé du Karroo de l'Angola (*Academ. d. Ciencias de Lisboa*, Memor. Cl. Sci., vol. **7**).
- TORTOCHAUX (F.). 1950. — Données géologiques complémentaires sur la Sokoa-Sakamena du Sud-Ouest de Madagascar (*Thèse d'Ingénieur Docteur* [Inédite]).
- TRAQUAIR (R. H.). 1879. — On the structure and affinities of the *Platysomidæ* (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, vol. **29**).
- TRAQUAIR (R. H.). 1907. — Report on fossil Fishes collected by the geological survey of Scotland from shales exposed on the shore near Gullane, East Lothian (*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, vol. **46**).
- WADE (R. T.). 1940. — Australian Triassic Fishes (*Journ. and Proc. of the Roy. Soc. of New South Wales*, vol. **74**).
- WESTOLL (T. S.). 1937. — On the cheek bones in Teleostome Fishes (*Journ. of Anatomy*, vol. **71**).

- WESTOLL (S.). 1941. — The Permian Fishes *Dorypterus* and *Lekanichthys* (*Proc. Zool. Soc.*, série B, vol. **111**).
- WHITE (E. I.). 1932. — On a new Triassic Fish from north-east Madagascar (*Annals a. Magazine Nat. Hist.*, série 10, vol. **10**).
- WOODWARD (A. S.). 1910. — On some Permocarboniferous Fishes from Madagascar (*Annals a. Magazine Nat. Hist.*, série 8, vol. **5**).
- WOODWARD (A. S.). 1939. — The affinities of the Pycnodont Ganoid Fishes (*Annals a. Magazine Nat. Hist.*, série 11, vol. **4**).
-



ANNALES DE PALÉONTOLOGIE. — 1956

OBJETS ET RÉSULTATS DE LA PALÉONEUROLOGIE

PAR

Tilly EDINGER

PARIS

MASSON ET C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS  
120, Boulevard Saint-Germain, 120



# OBJETS ET RÉSULTATS DE LA PALÉONEUROLOGIE <sup>(1)</sup>

PAR

**Tilly Edinger**

(Université de Harvard, Cambridge, Mass., U. S. A.).

La paléoneurologie a atteint l'âge d'un siècle et demi l'année dernière ; mais ce n'est qu'aujourd'hui qu'elle arrive à sa majorité — aujourd'hui que vous, assemblée illustre, veuillez vous en occuper. C'est un grand événement, particulièrement parce qu'il a lieu à Paris — Paris est, pour tout paléontologiste des Vertébrés, la ville de Cuvier. Tout d'abord, c'est aux successeurs français de Cuvier qu'il me faut adresser une prière. Pardonnez, je vous prie, la manière dont je parle votre belle langue. *Ich denke noch immer auf deutsch* ; et, depuis seize ans, *all my writing is done in English*. Mais le désir de M. Piveteau que j'essaye de parler français était pour moi un ordre, dans la ville de Cuvier.

C'est Cuvier qui a le premier, en 1804, reconnu comme cerveau un moulage endocranien, partiellement exposé dans un crâne de Mammifère de Montmartre.

Voilà ses mots classiques qui introduisent la description : « On ne s'imagine guère que je sois aussi en état de donner quelques traits de la description du cerveau d'un animal qui paraît détruit depuis tant de siècles. » Mais, dit Cuvier, puisque la marne environnant le crâne s'est aussi « moulée dans la cavité du crâne ; et, comme cette cavité elle-même dans l'animal vivant s'était moulée sur le cerveau, la glaise nous représente nécessairement la vraie forme du cerveau ».

En effet, comme l'a dit Gratiolet il y a un siècle : tandis qu'il nous faut deviner la constitution des autres parties molles des animaux éteints, le cerveau, organe si délicat, est celui dont les traces se conservent le mieux.

Naturellement, ce n'est pas par hasard que l'organe mou protégé par une capsule osseuse est d'importance vitale. Ce n'est pas par hasard non plus que, dans les cerveaux, forme et surface expriment la structure interne, et ainsi les fonctions. Le cerveau est composé de plusieurs organes, avec des fonctions spécifiques. La seule connaissance de la forme, de la grandeur relative de ces organes, et de leur

(1) Conférence prononcée au Colloqué international de Paléontologie (Paris, 18-23 avril 1955).



surface, permet au paléontologiste de voir clairement, par exemple, quel sens était bien développé chez un Vertébré éteint et, de plus, quelle était l'évolution progressive ou régressive d'un sens.

Ce n'est qu'après une longue phase plus ou moins fantaisiste que la paléoneurologie a pris conscience qu'elle possède, en fait, les documents de l'évolution des cerveaux. Elle devait encore traverser une phase anthropocentrique qui fit concevoir le développement d'un grand cerveau moderne, disons d'un *Mastodon*, à partir d'un petit cerveau archaïque quelconque, celui d'un rhinocéros de l'Éocène, par exemple.

Ce genre de « crime » est encore commis de nos jours, mais il y a une différence satisfaisante. Les pécheurs ne sont plus les paléontologistes, mais ils sont parmi les néontologistes. Un exemple : une publication de l'année dernière, dans l'admirable *Acta anatomica* : « Cellules grises du lobe frontal : considération phylogénique » ; cette prétendue phylogénie s'étend du lapin au mouton, du mouton au cheval, du cheval à l'Homme.

Il est certain que la paléoneurologie ne pourrait exister sans le travail fait par les anatomistes sur les cerveaux ; sans, par exemple, la connaissance de la distribution de leurs cellules grises. D'autre part, c'est une des tâches de la paléoneurologie de faire savoir aux neurologues qu'il n'est plus nécessaire de spéculer sur l'évolution du cerveau et de composer des histoires qui se basent uniquement sur les cerveaux d'animaux vivants. Grâce aux recherches des paléontologistes sur les os et les dents de fossiles, beaucoup de séries véritables d'ancêtres et de descendants ont été établies. Nous sommes capables d'étudier leurs cerveaux et de voir les étapes par lesquelles les cerveaux d'aujourd'hui sont devenus ce qu'ils sont.

Ma bibliographie sur la paléoneurologie ne contient maintenant pas moins de 771 titres, trois fois plus que dans ma première bibliographie, il y a vingt-six ans !

Grâce aux bourses que j'ai reçues de l'American Association of University Women et de l'American Philosophical Society, il m'a été possible de travailler dans beaucoup de collections d'Amérique et d'Europe ; en conséquence, mon catalogue de cerveaux fossiles comprend beaucoup de spécimens pas encore décrits dans la littérature.

Le sujet s'étend du cerveau des Céphalaspides d'il y a quatre ou cinq cents millions d'années au cerveau de l'Homme néanderthalien ; et puisque je ne peux vous rapporter que quelques-uns des résultats d'études récentes, écartons, en premier lieu, les hommes fossiles. J'admets que, de ces 771 publications, 180 traitent du cerveau hominoïde. Il y a même en ce moment, à New-York, un psychanalyste qui écrit sur l'évolution non seulement de l'esprit humain, mais aussi du cerveau. Pour moi, le cerveau hominoïde est l'objet le plus ingrat en paléoneurologie, pour beaucoup de raisons. Nous ne savons pas lequel des hominoïdes fossiles

était l'ancêtre de l'*Homo sapiens* ; et tous ces cerveaux hominoïdes fossiles avaient déjà atteint le type primate le plus élevé : des hémisphères énormément élargis couvraient les autres parties du cerveau. Si l'Homme est passé par une phase pithécanthrope-sinanthrope, l'évolution de son cerveau fut unique, non seulement dans son résultat, mais aussi dans son rythme. Un accroissement de 50 p. 100 des hémisphères cérébraux est un phénomène qui intervint aussi chez les Équidés, entre les stades *Merychippus*, de taille moyenne, et *Equus*, de grande taille. Dans les Équidés, cette transformation a pris vingt-cinq millions d'années. Chez les Hominidés, elle semble être survenue, géologiquement parlant, en un instant, sans avoir été accompagnée d'un accroissement majeur de taille. Sans doute, l'acquisition d'énormes hémisphères a fourni les bases anatomiques des moyens d'expression et de communication (langage, écriture, impression, radio), permettant ainsi d'accroître nos connaissances. Mais il me paraît singulier, alors que les neurologistes sont incapables de référer l'intelligence à une partie déterminable du cortex hu-

main, que quelques palé-anthropologistes continuent de chercher une différence entre le cortex des hommes qui ont découvert les rapports entre les graines et les plantes, ou qui ont construit la première roue, et le cortex des hommes qui réalisèrent la bombe atomique après que la méthode de désintégration de l'atome fut connue. L'évolution de l'esprit humain me semble plutôt l'affaire de la préhistoire et de l'histoire que de la paléoneurologie. Même s'il y a eu des changements anatomiques liés au soi-disant progrès intellectuel des hommes, les moulages endocraniens ne les révèlent pas.

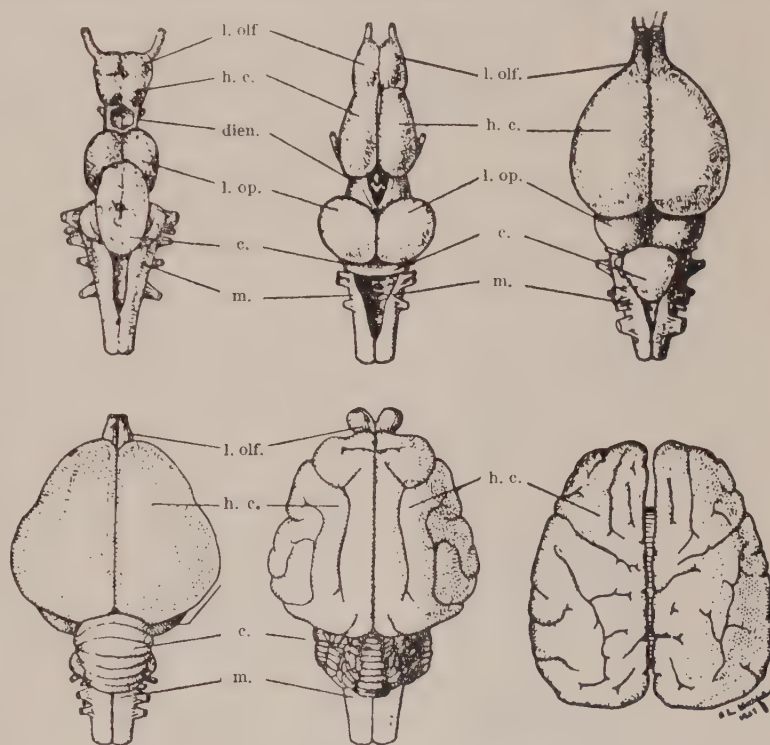


Fig. 1 A. — Cerveaux de vertébrés actuels. Vue dorsale. De gauche à droite, en haut : poisson, amphibien, reptile ; en bas : oiseau, mammifère, homme. (D'après Curtis et Guthrie, 1933).

c., cervelet ; dien., diencephale ; h. c., hémisphères cérébraux ; l. olf., lobes olfactifs ; l. op., lobes optiques ; m., moelle allongée.

\*  
\* \*

Avant de vous parler de cerveaux fossiles, permettez-moi de vous rappeler ce à quoi vous n'avez, peut-être, pas pensé depuis vos études universitaires — l'anatomie macroscopique du cerveau. Voici les cerveaux actuels caractéristiques des différentes classes : requin, grenouille, lézard, oiseau, chien, homme (voir fig. 1 A). Tous possèdent les mêmes parties : moelle allongée, cervelet, mésencéphale, diencéphale et le télencéphale ou cerveau antérieur pair, c'est-à-dire les hémisphères cérébraux et les bulbes olfactifs. L'aspect si différent de ces cerveaux est dû, principalement, à la taille relative des hémisphères. Les hémisphères ne constituent qu'une petite partie du cerveau d'un Poisson, et ils sont la partie dominante chez les Mammifères d'aujourd'hui.

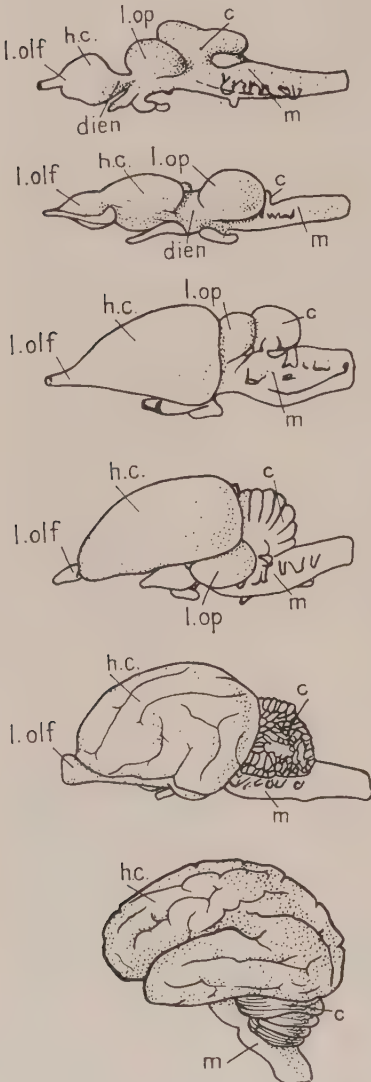


Fig. 1 B. — Cerveaux de vertébrés actuels. Vue latérale. Mêmes cerveaux et mêmes abréviations que figure 1 A.

Voici les mêmes cerveaux vus de côté (fig. 1 B). Il y a trois choses à retenir pour l'interprétation des spécimens fossiles que vous allez voir : 1° télencéphale relativement grand : signe d'évolution avancée ; 2° caractéristique du télencéphale des Mammifères : une écorce fissurée, le néopallium. Son étendue est différente chez les différents types mammaliens. Chez l'Homme, elle enveloppe l'hémisphère presque tout entier ; chez le chien, au-dessous de l'écorce fissurée, le lobe piriforme est visible, son écorce, plus mince, en grande partie associée à l'olfaction ; 3° la fissure rhinale sépare cette région olfactive des régions néopalliales qui sont associées à des fonctions plus élevées, de la vision à la mémoire. Cette *fissure rhinale* latérale est un sillon important et profond ; et, parce que la paroi endocranienne forme une crête, un *jugum* cérébral correspondant à la fissure rhinale, on la trouve bien représentée, comme fissure, sur les moulages endocraniens. Ainsi, on voit la fissure rhinale sur les cerveaux de Mammifères fossiles.

Probablement, il y a parmi vous des sceptiques qui doutent que les moulages soient un matériel aussi sûr que les vrais cerveaux. C'est pour les sceptiques que j'ai choisi comme première histoire paléoneurologique un des cas qui montrent que



les moulages endocraniens peuvent même avoir des avantages sur les cerveaux.

Mon rapport sur quelques recherches récentes en paléoneurologie sera donc présenté en deux parties.

Je vais, d'abord, démontrer comment un paléontologue peut découvrir un caractère neurologique dont l'existence avait échappé aux anatomistes. Ensuite, je vous présenterai quelques cas d'évolution du cerveau mammalien.

# I

Des Félidés intéressés par quelque chose observent avec leurs yeux. Un chat demeure assis ou même grimpe sur un arbre pour avoir une meilleure vision. On connaît bien la base anatomique qui donne aux chats leur grand pouvoir visuel. Le système nerveux optique des chats ressemble à celui des Primates supérieurs.

Chez les chiens, l'odorat est le sens dominant. Un chien intéressé par quelque chose n'observe pas de loin : il s'approche et renifle. Quelle est la base anatomique qui fait que les chiens ont un meilleur sens olfactif que les chats ? Autant que je sache, pas un mot n'a été publié à ce sujet.

Voyez, maintenant comment on représente, dans la littérature, les cerveaux qui ont été sortis de leur capsule osseuse (fig. 2).

S'il existait vraiment une telle similitude entre le cerveau d'un animal principalement visuel et celui d'un animal principalement olfactif, bien des interprétations de surfaces de cerveaux seraient ébranlées. La différence fonctionnelle doit se retrouver quelque part dans le rhinencéphale. Et on peut la retrouver. Le fait est que ces bulbes olfactifs ne sont pas réellement ceux de ces cerveaux — ils ont été reconstruits par les auteurs. Dans l'animal vivant, les bulbes sont logés dans les chambres ethmoïdales, ils sont séparés par une crête osseuse de la chambre cérébrale. En conséquence, quand on sort le cerveau du crâne, les bulbes sont arrachés — comme, aussi, les nerfs olfactifs, ces faisceaux délicats qui attachent les bulbes à la lame criblée de l'ethmoïde.

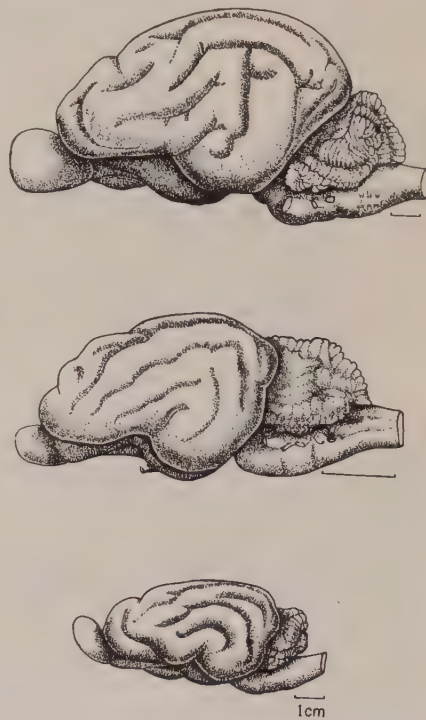


Fig. 2. — De haut en bas, cerveaux de *Leo*, *Felis*, *Canis*. (D'après G. E. Smith, 1902 ; Reighardt et Jennings, 1935).

Voici la configuration réelle des bulbes et nerfs olfactifs d'un Féloïde et d'un Canoïde (fig. 3). Ce sont des moulages de la partie antérieure de la cavité cra-

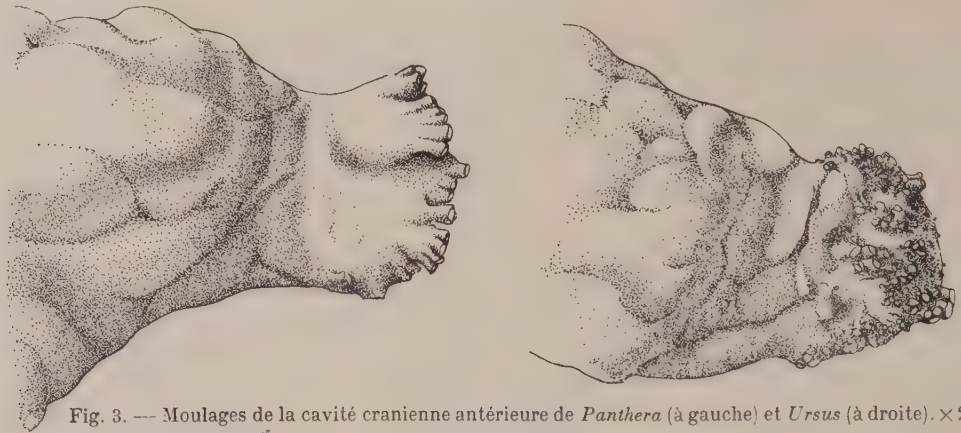


Fig. 3. — Moulages de la cavité crânienne antérieure de *Panthera* (à gauche) et *Ursus* (à droite).  $\times 2/3$  env.

nienne d'une panthère et d'un ours. Les petites protubérances sont moulées dans les perforations de la lame criblée ; elles représentent donc les filaments du nerf

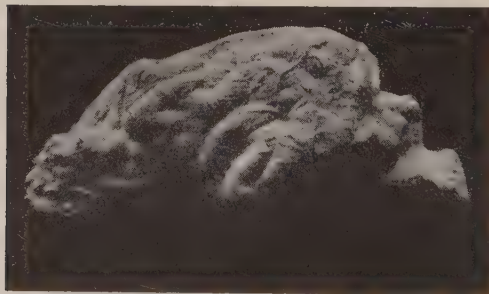
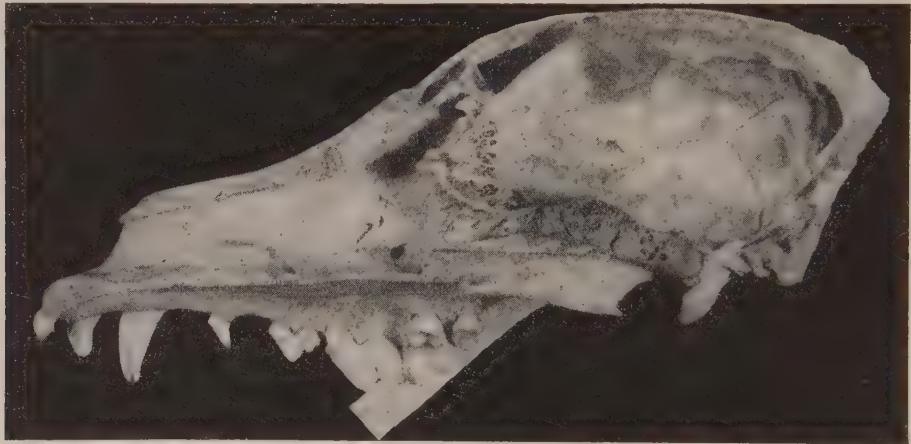


Fig. 4. — Crâne de *Canis* en section longitudinale, vue de la demi-cavité cérébrale droite (en haut) ; moulage endocranien d'un autre individu (en bas), vue latérale.

olfactif. Les murs de la chambre ethmoïdale de la panthère ne sont pas perforés, sauf en avant. Les fibres olfactives entrent dans le bulbe uniquement par sa surface antérieure. C'est la condition primitive — vous allez la revoir chez les Mammifères du début du Tertiaire et chez des Insectivores actuels. Beaucoup de Mammi-

fières ont ajouté des faisceaux olfactifs arrivant du dessous; mais les Canoïdes ont développé une spécialisation presque unique. Cet ours en est un exemple. Les nerfs olfactifs arrivent non seulement de devant et d'en bas, mais aussi des côtés et d'en haut.

Dans cette moitié droite d'un crâne de chien (fig. 4), vous voyez une partie de la lame criblée relativement énorme. Par une centaine de petits trous, une centaine de faisceaux olfactifs atteignent le cerveau. Les ostéologues connaissent cette multitude d'orifices; ils savent aussi que, chez les chiens, les cornets nasaux envahissent les sinus frontaux, de sorte que leur portion postérieure vient se placer au-dessus des bulbes olfactifs; mais ils n'ont pas pensé à la signification neurologique. Les neurologues ne connaissent pas ces nerfs, parce qu'ils sont perdus dans les préparations. Mais on peut faire réapparaître ces nerfs, comme vous le voyez, sur les moulages endocraniens des Canoïdes.

Une question se pose maintenant à laquelle la paléoneurologie doit répondre. Quand les Canoïdes ont-ils acquis cette spécialisation de l'appareil olfactif? Retraçons leur histoire.

Ce moulage cassé (fig. 5) est naturellement une préparation faite par la nature, une pierre représentant un cerveau de *Daphoenus* de l'Oligocène supérieur. Il y a quelques fils olfactifs arrivant d'en haut, mais leur nombre n'est pas aussi grand que chez *Canis*. Regardez aussi la fissure rhinale le long de la surface latérale de l'hémisphère. Ce *sulcus limitans* va atteindre une position plus inférieure chez *Canis*. Cela montre que les chiens, comme beaucoup d'autres Mammifères, ont agrandi l'écorce non olfactive non seulement par complication des *sulci*, mais aussi



Fig. 5. — Moulage endocranien naturel de *Daphoenus*, de l'Oligocène supérieur. En haut, vue dorsale; en bas, vue latérale gauche. Gr. nat. (American Museum of Natural History, 6946).





par une plus grande extension vers le bas, sur la surface cérébrale. Mais les chiens, simultanément, ont augmenté les voies olfactives primaires.

C'est probablement ainsi que chez les Canoïdes, l'odorat, sens primaire des *Mammalia*, n'a pas souffert de réduction.

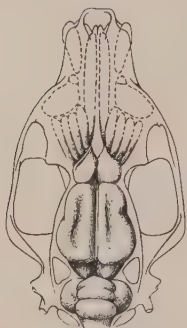


Fig. 6. — Reconstitution du cerveau de *Thinocyon* en place dans le crâne,  $\times 1/2$  env. (D'après Denison, 1938).

Reculons encore plus : à la frontière éo-oligocène.

Lors de mon dernier passage à Paris, M. Piveteau m'a montré sa belle collection de cerveaux fossiles. En me tendant chaque spécimen, il me disait le genre, etc.

Mais dans un cas, avant qu'il m'ait dit un mot, je lui demandai : « Est-ce que ceci est un chien ? »

La mine surprise de M. Piveteau et sa réponse me montraient que j'avais en effet découvert un caractère distinctif du cerveau canoïde. Ce que j'avais vu, ce n'étaient que quelques protubérances dorsales sur les bulbes olfactifs. « Ce n'est pas un chien, dit M. Piveteau, parce qu'il n'y avait pas de chiens en ce temps-là, durant la transition éo-oligocène, mais l'animal était un Canoïde, le *Pachycynodon*. »

J'ai l'impression qu'à la fin de l'Éocène quelques Canoïdes et aussi quelques Créodontes avaient quelques-uns de ces filaments dorsaux. Je n'ai pas trouvé cette spécialisation dans l'Éocène moyen, ni dans les temps précédents.

Dans cette vue d'un crâne de *Thinocyon*, Éocène moyen (fig. 6), Denison a reconstruit le cerveau et les cavités nasales. La configuration est primitive.

Voici des photographies d'un fragment de *Thinocyon*, en vues dorsale et du côté droit (fig. 7).

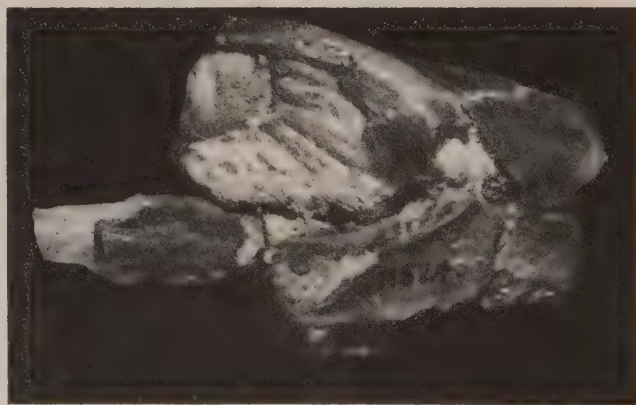
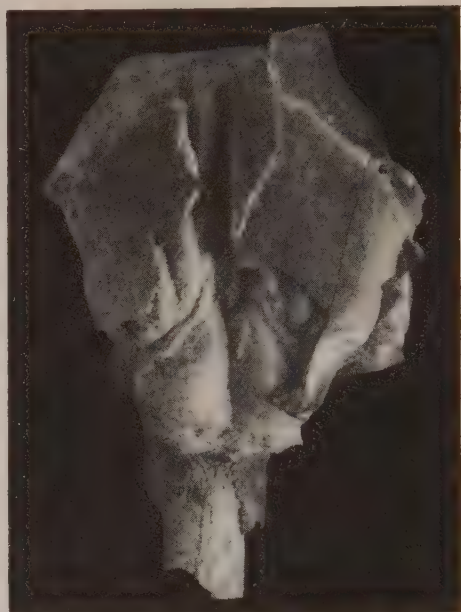


Fig. 7. — Fragment de crâne de *Thinocyon*, de l'Éocène moyen, contenant le moulage naturel des bulbes olfactifs et des couches nasales. En haut, vue dorsale ; en bas, vue latérale droite.  $\times 2$ . (American Museum of Natural History, 11524).

Les moulages naturels que vous voyez sont ceux de la chambre nasale postérieure et des chambres des bulbes olfactifs. La lame criblée entre ces deux organes était encore une simple porte perpendiculaire à la cavité crânienne. Le nerf olfactif entier entraînait en direction rostro-caudale. Dans la nature actuelle, nous trouvons ce type non seulement chez les Mammifères qui sont restés primitifs, mais aussi, comme vous l'avez vu, chez de nombreux Carnivores féloïdes : ceux qui dépendent de leur sens visuel plus que de leur sens olfactif.

D'une manière significative, cependant, les faisceaux de fibres olfactives dorsales et latérales sont présents, presque comme chez les *Canoidea*, dans un type de *Feloidea*, à savoir *Hyæna*. De plus, dans une riche collection de moulages endocraniens de Mammifères actuels (Max Planck-Institut für Hirnforschung, Giessen), je viens de voir un seul spécimen qui montre exactement la même spécialisation des nerfs olfactifs que celle observée chez les *Canoidea*. Ce moulage représente le cerveau d'un *Orycteropus* : animal nocturne dont le museau, toujours dirigé vers le bas, flaire sans cesse le sol.

## II

Je commence mes histoires d'évolution par celle d'un cerveau d'Insectivore. Dans cette histoire, rien ne s'est passé. Voici, figure 8, d'une part, le cerveau d'un cousin vivant de notre hérisson et, d'autre part, le moulage endocranien exposé dans le crâne d'un cousin oligocène du hérisson, *Ictops*. Je ne vois aucune différence anatomique entre le cerveau d'aujourd'hui et le cerveau qui fonctionnait il y a trente-cinq millions d'années. La seule différence qui, peut-être, vaille la peine d'être mentionnée, est que l'un est un vrai cerveau, et l'autre une pierre moulée dans l'endocrâne. La pièce fossile, en conséquence, représente le cerveau couvert de ses méninges. Elle ne réussit pas à montrer, à l'arrière des hémisphères, les tubercules du mésencéphale, simplement parce qu'ils sont recouverts par le grand sinus veineux de la dure-mère.

Regardez bien ce type qui, pour les néozoologistes, représente un des cerveaux les plus primitifs de placentaires : les bulbes olfactifs sont placés en avant ; le néopallium est une calotte sur la moitié dorsale des hémisphères — lisse, avec un ou deux sillons courts ; les hémisphères ne s'étendent pas en arrière au-dessus du cervelet et ne couvrent même pas tout le mésencéphale.

Si nous remontons maintenant aux époques éocène et paléocène, nous verrons que ces cerveaux d'Insectivores sont, en réalité, bien éloignés du cerveau vraiment primitif des *Eutheria* — sans parler du cerveau des Mammifères mésozoïques.



La plus longue série de cerveaux étudiée en détail est celle des Équidés. Les transformations neurologiques sont suivies depuis l'Éocène inférieur jusqu'à l'époque actuelle. Ce schéma (fig. 9) vous montre cinq des huit phases étudiées. C'est l'histoire d'un agrandissement des hémisphères plus marqué que l'agrandissement des autres parties du cerveau. Le cerveau qui nous intéresse pour le moment est celui de l'*Hyracotherium*. Cet animal avait les dents et les os d'un Équidé, mais des hémisphères

très petits, tout à fait antérieurs au mésencéphale et au cervelet. Il n'y a qu'un seul Mammifère vivant qui ait un cerveau aussi primitif — mais c'est un Marsupial, l'opossum. Il y a pourtant une différence. Le néopallium de *Didelphys* n'a qu'un sillon; celui de l'*Eohippus* n'avait pas ce sillon, mais il en avait deux ou trois autres, courts et peu profonds. Il semble donc que le repliement du cortex cérébral ait commencé par un accroissement de la substance grise de l'une ou l'autre des aires spécifiques, sous forme d'un processus local, plutôt que comme un phénomène embrassant l'ensemble du cortex.

Certainement, il y a, chez les Insectivores, une corrélation entre les caractères stationnaires du

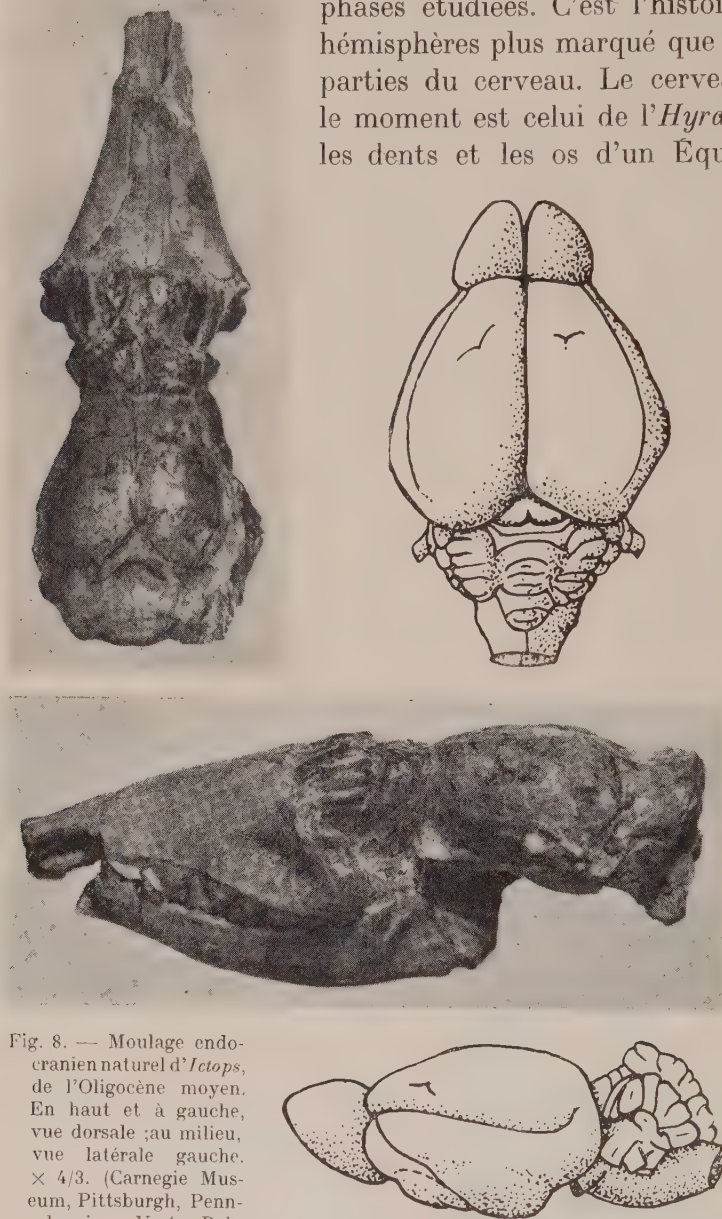


Fig. 8. — Moulage endocranien naturel d'*Ictops*, de l'Oligocène moyen. En haut et à gauche, vue dorsale; au milieu, vue latérale gauche.  $\times 4/3$ . (Carnegie Museum, Pittsburgh, Pennsylvania; Vert. Pal., 9464). Au trait, schéma du cerveau de *Gymnura*, vue dorsale et vue latérale gauche.  $\times 4/3$ . (D'après Le Gros Clark, 1932).

squelette et du cerveau. Aussi, naturellement, chez les Équidés, l'évolution progressive du cerveau est, en un sens, parallèle à la spécialisation progressive



et l'accroissement de la taille du corps, mais seulement d'une manière générale. Ces relations, en vérité, posent d'innombrables questions qui demandent beaucoup de travail détaillé.

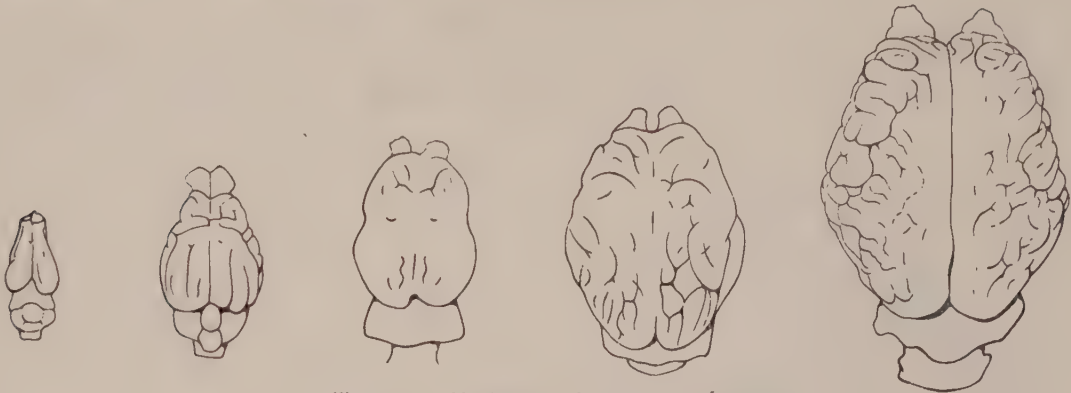


Fig. 9. — Moulages endocraniens d'Équidés.

De gauche à droite : *Hyracotherium*, de l'Éocène ; *Mesohippus*, de l'Oligocène ; *Merychippus*, du Miocène ; *Pliohippus*, du Pliocène ; *Equus*, du Pléistocène et de l'époque actuelle.  $\times 2/7$  env. (D'après Simpson, 1951).

Les différences de rythme et modalité sont grandes aussi dans l'évolution des cerveaux. Pour démontrer ce phénomène, il suffit de donner trois autres exemples tirés de l'ordre auquel appartiennent les chevaux, les Périssodactyles. Voici d'abord les Tapiroïdes (fig. 10), moulages endocraniens du premier et du dernier genre. *Heptodon* avait des hémisphères bien plus grands que ceux de l'Équidé qui était son contemporain. *Tapirus*, par contre, n'a pas atteint le niveau d'un *Equus*. Mais je devrais mentionner que l'écorce du cerveau d'un tapir a beaucoup plus de sillons que ne le montre le moulage ; le moulage les indique indirectement, par la forme, par le caractère de ses sillons : ils sont onduleux et ramifiés.

Cette figure de Cuvier (voir fig. 11) montre un des cinq cerveaux connus de *Palæotherium* : grands hémisphères, avec circonvolutions ondulantes. Mais, chez les Équidés, les sillons sont restés plus ou moins droits jusqu'à une phase plus tardive, jusqu'à l'Oligocène moyen. Ainsi, l'évolution du cerveau s'est poursuivie d'une allure plus rapide chez la branche éteinte des *Equoidea* que chez la branche qui survit.

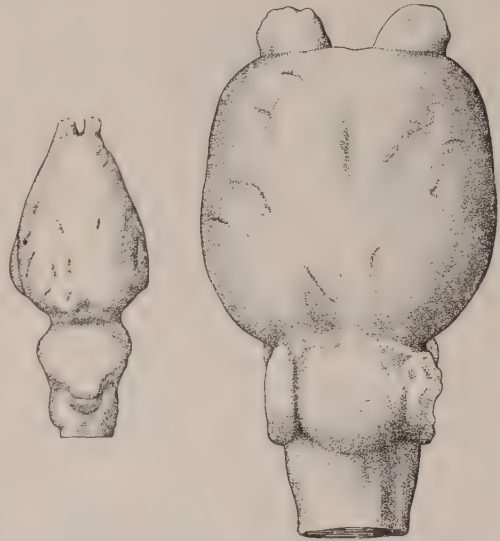


Fig. 10. — Moulages endocraniens de Tapiroidea.

À gauche, *Heptodon*, de l'Éocène inférieur ; à droite, *Tapirus* de l'époque actuelle. Vue dorsale.  $\times 1/2$ . [Museum of Comparative Zoology, 17670 (*Heptodon*) ; id., Mamm. Dept., 34029 (*Tapirus*)].

A propos de ce cerveau de Paléothère, permettez-moi de vous donner juste trois exemples de questions dont le paléoneurologue devrait s'occuper.

Premièrement, question de stratigraphie.

Il semble qu'il n'y ait aucun accord pour savoir si les localités classiques de Montmartre doivent encore être classées Éocène supérieur (comme le suggèrent les Vertébrés) ou s'il faut maintenant les classer Oligocène inférieur (comme l'indique la faune d'Invertébrés). Si *Palæotherium* était contemporain des premiers *Meshippus*, alors la configuration de son cerveau serait : *a*, moins aberrante dans le schéma général de l'évolution du cerveau des Équoides; *b*, explicable par les règles découvertes dans l'anatomie comparée du cerveau.



Fig. 11. — Reproduction de la figure 1, Planche LV, des *Ossements fossiles*, de Cuvier, 1822, représentant le crâne et le moulage endocranien naturel de *Palæotherium medium*.  $\times 1/2$  env.

Deuxièmement, question d'anatomie.

Parmi les Mammifères vivants apparentés, la fissuration du cortex est plus compliquée chez les grandes formes que chez les petites (lion et chat, par exemple, voir fig. 2).

Y a-t-il alors une relation entre le fait que ce cerveau est plus avancé que celui du *Meshippus* et le fait que ce *Palæotherium medium* était un animal plus grand que *Meshippus* ?

Troisièmement, question regardée comme biologique, mais qui me semble toucher à la psychologie des naturalistes : est-ce que la qualité, le niveau d'évolution du cerveau jouent, comme beaucoup le supposent, un rôle décisif dans l'extinction ou la survivance des espèces ?

Pour cette question, la paléoneurologie donne la réponse. Non ! Les Équoides ne sont qu'un des nombreux groupes dans lesquels la branche éteinte était juste celle qui possédait le cerveau le plus avancé.

Les Brontothérioides nous fournissent un autre exemple de ce phénomène. Ils constituaient le sous-ordre de Périssodactyles qui s'est éteint le premier, et ils avaient acquis ce cerveau (fig. 12 et 13). Ce n'est pas exactement comme le cerveau d'un rhinocéros vivant, mais c'est très près de ce type. Il est bien curieux de constater combien ce cerveau de *Brontotherium* a fasciné les anthropocentristes.

L'année dernière, quelqu'un a déclaré que *Brontotherium* était condamné à disparaître parce que cette bête de 3 m de long n'avait qu'un cerveau de la taille d'une orange. En ce qui concerne l'affirmation positive de cette phrase, l'orange, je peux vous assurer que même un ananas n'est pas assez gros pour être comparé avec ce cerveau ! Il y en a deux spécimens (*Brontotherium* ou *Menodus*). Les dimensions sont, en centimètres, 17, 11 et 8. Mais ce genre de choses est un des

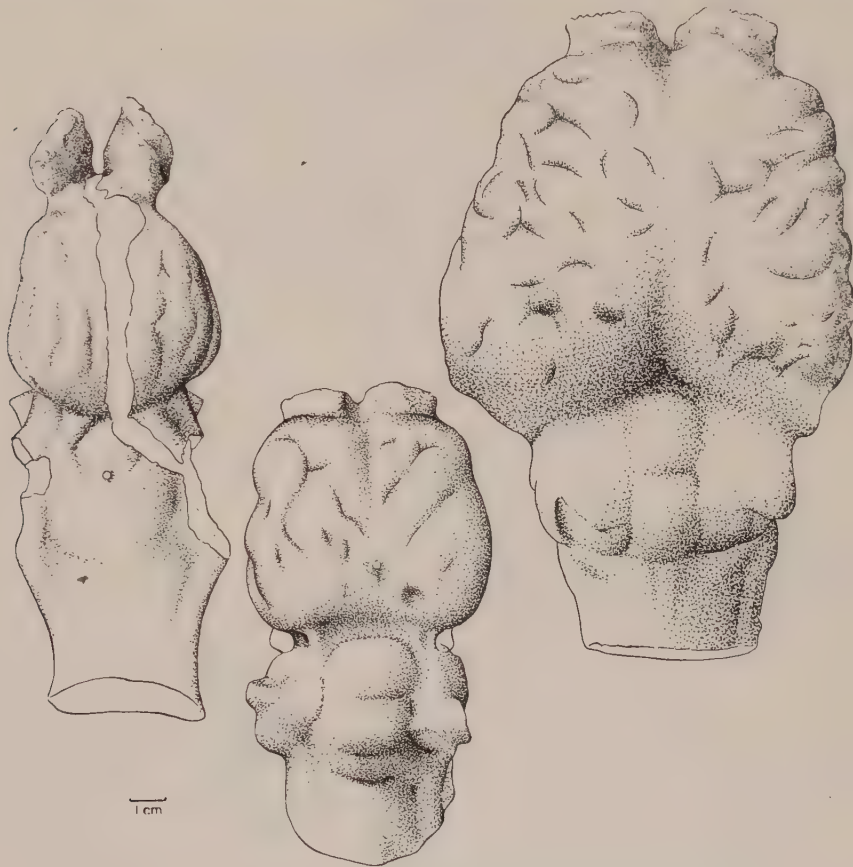


Fig. 12. — Moulages endocraniens de *Brontotherioidea*, en vue dorsale. De gauche à droite, *Mesatirhinus* et *Palæosyops*, de l'Éocène moyen ; *Menodus*, de l'Oligocène inférieur. (American Museum of Natural History, 1509, 1544 et 15599).

handicaps dont la paléoneurologie n'est pas seule à souffrir, elle le partage avec les autres branches de la paléontologie. Les fables se développent, non seulement autour des théories, mais même autour des faits concrets.

Puisque nous ne connaissons pas les lignes ancestrales parmi les Brontothères, considérons les cerveaux de l'Éocène seulement comme des phases précédant celles de l'Oligocène. Le groupe (fig. 12 et 13) peut illustrer plusieurs phénomènes d'évolution connus dans l'évolution des chevaux. D'abord, l'agrandissement frappant des hémisphères. Ensuite, le déplacement vers le bas de la fissure rhinale,



un processus qu'on ne pouvait imaginer se produire dans une petite unité taxonomique par la seule étude des cerveaux actuels. Une fissure rhinale haute sur le côté existe aujourd'hui — vous l'avez vue — chez les ordres restés primitifs, Insectivores et Rongeurs ; là, elle limite une écorce lisse. Mais *Palæosyops* avait aussi les circonvolutions qui sont, aujourd'hui, caractéristiques des Mammifères supérieurs ; et, chez ceux-là, l'écorce fissurée s'étend sur la plus grande partie de

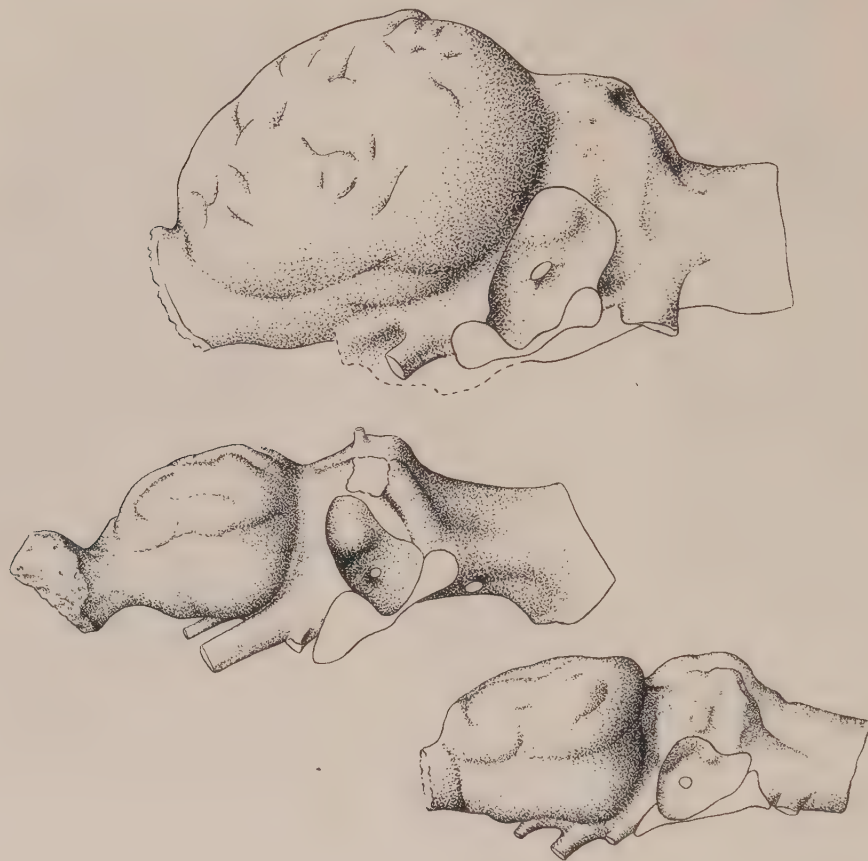


Fig. 13. — Vue latérale gauche des moulages endocraniens de *Brontotherioidea*, représentés en vue dorsale sur la figure 12

la surface latérale des hémisphères. A la phase finale, le sous-ordre avait, quand il s'est éteint, des cerveaux d'un niveau d'évolution auquel les cerveaux des Équidés ne sont arrivés que beaucoup plus tard, au Miocène supérieur.

Il faut que j'interrompe mon rapport sur les cas établis, pour ne pas donner l'impression que l'évolution neurologique a été soit stagnante, soit progressive. La régression de certaines parties du cerveau est bien connue ; le système olfactif des Primates en est un exemple. Mais, parmi les Brontothérioidés, j'ai un cerveau

de l'Éocène supérieur qui suggère qu'une diminution même des hémisphères était possible. Ce cas singulier est le *Dolichorhinus*. Je ne suis pas sûr que c'est vraiment un cas de régression du télencéphale, premièrement parce que le moulage est celui d'un crâne cassé et, deuxièmement, parce qu'on ne sait pas à partir de quelle forme de l'Éocène moyen s'est développé le *Dolichorhinus* de l'Éocène supérieur.

Je m'excuse d'avoir trouvé nécessaire de vous rapporter quelques histoires de l'Éocène à l'Holocène, avant de vous exposer celles du Paléocène. Je crains que les caractères uniques de ces anciens cerveaux ne puissent être pleinement appréciés, si l'on n'est déjà familiarisé avec les transformations liées à l'évolution, qui survinrent pendant et après l'Éocène.

Mes exemples paléocènes proviendront de deux groupes éteints de Mammifères ongulés, mais classés dans les *Protungulata* — l'ordre des *Condylarthra*, — et dans les *Pænungulata* — l'ordre des *Pantodonta*.

Ceci (fig. 14) est le célèbre modèle du cerveau de *Phenacodus*, contemporain de l'Eohippus, le seul cerveau complet d'un condylarthre, préparé pour Cope il y a très longtemps, et redécrit à plusieurs reprises. Il a acquis un nouvel intérêt grâce aux cerveaux de deux autres individus de condylarthres de l'Éocène inférieur qui ont été récemment préparés à l'American Museum et à Harvard.

L'un est le cerveau d'un *Meniscotherium*. L'animal était beaucoup plus petit que *Phenacodus*. Mais il avait le même type de cerveau.

L'autre nouveau spécimen est ce fragment de cerveau d'un autre individu de

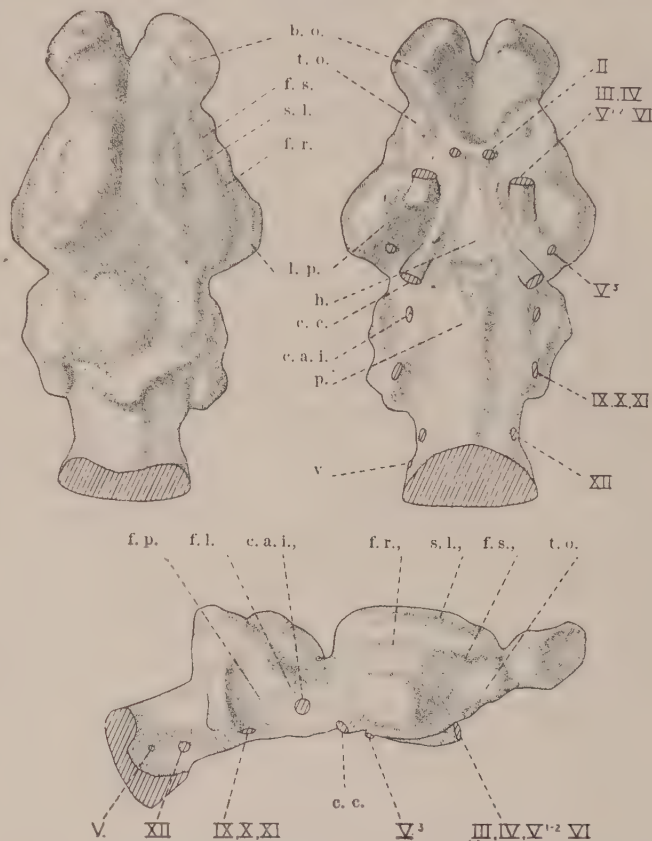


Fig. 14. — Moulage endocranien de *Phenacodus primævus* de l'Éocène. En haut, de gauche à droite, vues dorsale et ventrale; en bas, vue latérale droite.  $\times 3/4$ . (D'après Simpson, 1933).

b. o., bulbes olfactifs; c. a. i., conduit auditif interne; c. c., canal carotidien; f. p., fosse pétreuse du moulage; f. r., fissure rhinale; f. s., fosse sylvienne; h., remplissage de la fosse hypophysaire; l. p., lobes piriformes; p., pons; s. l., sillon latéral; t. o., tubercules olfactifs; v., foramen vasculaire. En chiffres romains, les nerfs craniens.

*Phenacodus primævus* (fig. 15). Sa fissure rhinale apparaît plus distinctement que sur le vieux moulage. Ainsi, le néopallium est très clairement distinct des parties olfactives du télencéphale. Et, vous voyez, cette écorce non olfactive n'est qu'une paire de calottes ovoïdes au sommet d'un rhinencéphale de grandes dimensions.

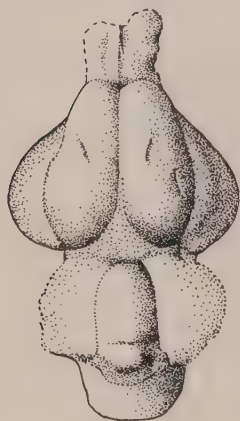


Fig. 15. — Moulage endocranien de *Phenacodus primævus*. Vue dorsale.  $\times 3/4$ . (Museum Comparative Zoology, 4440).

Et voici (fig. 16), à gauche, le premier des quatre cerveaux paléocènes avec lesquels je peux vous montrer un ancien type différent de tout cerveau d'aujourd'hui. Celui-ci est un moulage, que M. Arambourg a fait préparer, d'un fragment de toit cranien, seul spécimen non écrasé de *Pleuraspidothierium*, du Paléocène supérieur. J'ai entouré ce cerveau fragmentaire par le contour d'un des crânes écrasés pour vous donner une comparaison avec un placentaire vivant. L'autre figure montre cerveau et crâne de *Centetes*, insectivore malgache. Les néozoologistes disent que le cerveau du tenrec est le plus primitif de tous les cerveaux des Mammifères placentaires. Ils disent qu'il n'y a pas d'autre euthérien chez lequel les corps quadrijumeaux du mésencéphale soient découverts à un tel

degré ; mais le mésencéphale du *Pleuraspidothierium* était encore bien plus découvert. De plus, on a considéré comme un caractère primitif du tenrec le fait que son cerveau ne remplit qu'une petite partie de sa tête. Mais ceci est un caractère ni neurologique, ni primitif ; il indique seulement que le museau du tenrec est allongé. Le cerveau du *Pleuraspidothierium* est relativement plus grand que celui du *Centetes* ; mais c'était un cerveau plus primitif que celui du *Centetes*. Ses parties sont disposées en ligne, l'une derrière l'autre. Cette disposition linéaire est celle qu'on trouve dans la classe ancestrale — les Reptiles, — mais autrement il n'y a rien qui rappelle les *Reptilia* dans les cerveaux de *Mammalia* du Paléocène. Ils fonctionnèrent, après tout, à mi-chemin entre l'origine des *Mammalia* et notre temps.

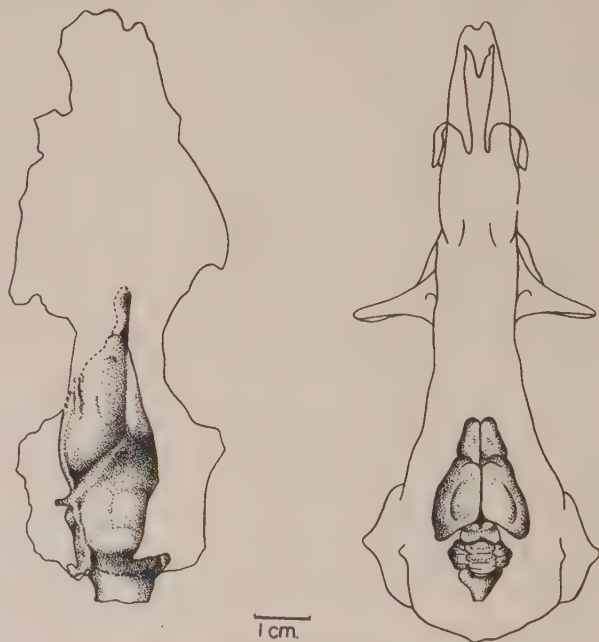


Fig. 16. — A gauche, moulage endocranien artificiel de *Pleuraspidothierium*, du Paléocène supérieur. (Collection du Laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris). Le contour du crâne est emprunté à Teilhard de Chardin, 1921. A droite, cerveau de *Centetes* et contour du crâne. (D'après Beddard, 1901).



Leurs caractères les plus saillants sont définitivement des caractères propres aux Mammifères.

Ce pauvre fragment d'un cerveau de *Periptychus* (fig. 17) peut mettre en évidence ce qui est tout à fait particulier aux Mammifères ; c'est, naturellement, la morphologie du télencéphale et, particulièrement, du rhinencéphale.

Ce spécimen est la partie antérieure de la moitié dorsale d'un cerveau encore plus ancien que celui que vous venez de voir ; l'âge est le Paléocène moyen. Bulbes olfactifs, hémisphères, et une partie du mésencéphale, qui semble avoir été énorme, sont arrangés en ligne : le cervelet et la moelle allongée ne sont pas représentés sur ce moulage.

Ce spécimen, je dois le signaler, a été une énigme pour tous ceux qui s'en sont occupés, depuis Cope jusqu'à moi-même. Ces deux étranges convexités ovoïdes sont vraiment là, authentiques — j'ai vu, dans le crâne, les concavités correspondantes. Et maintenant, grâce aux progrès récents de la paléoneurologie, les petits ovoïdes ont cessé d'être énigmatiques. Vous venez d'en voir l'analogue, mais plus allongé, chez un condylarthe de l'Éocène, le second *Phenacodus*. Il nous faut seulement oublier l'image que nous avons des cerveaux actuels... et tout à coup nous voyons que cette paire de petites calottes est le néopallium du *Periptychus*. C'est un néopallium chétif, c'est l'écorce non olfactive d'un animal dont le reste du télencéphale ne servait qu'à l'odorat. Voilà ce qui est cent pour cent mammalien : la présence du néopallium, et la grande taille de tout ce qui a rapport à l'odorat — celui des sens qui ne s'est perfectionné, chez les Vertébrés, qu'avec l'origine des *Mammalia*.

Ces proportions sont pareilles chez les Pantodontes (voir fig. 18). Ce petit cerveau est celui d'un *Pantolambda* du Paléocène moyen — ancien moulage non publié de la collection Cope. La configuration de ce cerveau se comprend par comparaison avec le grand spécimen, cerveau d'un Pantodonte gigantesque du Paléocène supérieur qui sera bientôt décrit par Bryan Patterson.

Contrairement à ce que nous montrent les cerveaux modernes, le grand volume du corps du géant paléocène se reflète, dans le cerveau, seulement dans le grand volume relatif de la moelle allongée. Les soi-disant lois des rapports céphalo-somatiques s'écroulent en face de tous ces cerveaux vieux de soixante ou soixante-dix millions d'années. Souvenez-vous des sillons néocorticaux des cerveaux modernes. Aujourd'hui, les sillons sont plus ou moins nombreux, selon la taille corporelle d'une espèce. Mais vous pouvez voir vous-mêmes que cette loi n'était pas valable au début du Tertiaire, et ainsi elle n'est pas valable pour la totalité des Mammifères. Il paraît que le géant *Haplolambda* n'avait pas plus de sillons que le petit *Pantolambda* — je crois même qu'il n'en n'avait aucun. J'ai l'impression



Fig. 17. — Moulage endocranien incomplet de *Periptychus*, du Paléocène moyen. Partie antérieure de la vue dorsale  $\times 3/4$ . (American Museum of Natural History, 3665).

que le grand *Phenacodus* n'avait pas plus de sillons que le petit *Meniscotherium*; et le grand *Periptychus* n'en avait pas plus que le petit *Pleuraspidothorium*.

De plus, souvenez-vous de mon premier diapositif (voir fig. 1 A): des cerveaux du temps présent. Les grands hémisphères cérébraux semblent être une des caractéristiques de la classe *Mammalia*. Je considère qu'une tâche importante de la paléoneurologie est de faire connaître au monde scientifique que les Mammifères n'ont acquis ce caractère que très tard dans leur histoire.

D'autre part, la néoneurologie a une conception qui est illustrée par les cerveaux paléocènes d'une façon tout à fait frappante. L'anatomie comparée parle, d'un côté, d'un palæencéphale conservatif, le « Hirnstamm » (*brain stem*), et, d'un autre côté, du cerveau antérieur pair comme du siège principal du progrès. En effet, on pourrait dire que, pour développer un cerveau d'Ongulé moderne à partir du type paléocène, on n'a qu'à agrandir les hémisphères et faire de ce petit néopallium lisse un grand manteau plissé.

Ce que je trouve particulièrement remarquable dans les cerveaux du Paléocène connus à présent, c'est leur similitude fondamentale ou, en d'autres termes, le fait qu'il y a un type paléocène de cerveaux d'euthériens. Ces anciens cerveaux sont non seulement diffé-

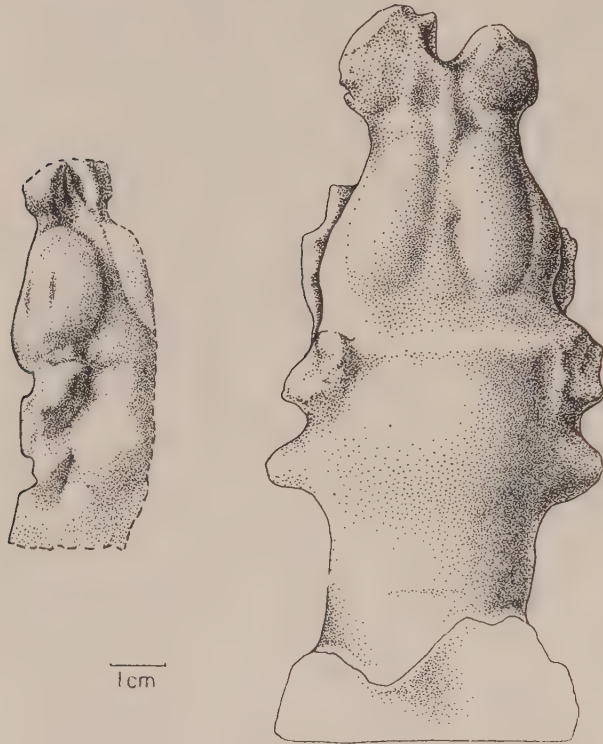


Fig. 18. — Moulages endocraniens de *Pantodonta* en vue dorsale. A gauche, *Pantolambda*, du Paléocène moyen (American Museum of Natural History, 3957); à droite, *Haplolambda*, du Paléocène supérieur (Chicago Natural History Museum, P. 26075).

rents de ceux qui sont venus plus tard, mais encore ils semblent avoir en commun des caractères fondamentaux. Vous avez ici, au Jardin des Plantes, le cerveau de l'*Arctocyon*. Il y a, à Princeton, un moulage naturel, également du Paléocène, que nous ne pouvons pas classer du tout. Ces deux moulages ont aussi, par exemple, la grande dépression entre hémisphères et cervelet.

Voilà donc des Mammifères avec des dents ou bunodontes, ou spécialisées pour tuer et déchirer les proies vivantes — avec des cerveaux également primitifs.

Nous connaissons vraiment trop peu de cerveaux paléocènes pour tirer des conclusions générales. Cela admis, je le ferai tout de même... la tentation est trop

grande. Mais souvenez-vous que je ne parle pas de tous les Mammifères de cette époque, je parle de l'infra-classe *Eutheria* de la sous-classe *Theria*. Ce que j'ai vu des cerveaux de Multituberculés du Paléocène suggère des développements phylogéniques différents.

Les cerveaux du Paléocène et de l'Éocène inférieur, d'animaux classés comme euthériens, me donnent cette impression : pendant un long temps, alors que squelette et dents étaient en cours de spécialisation, le cerveau restait primitif. A présent, il me semble que les différences entre les cerveaux des divers Mammifères n'ont commencé qu'à apparaître à l'Éocène inférieur, c'est-à-dire quand d'autres caractères des ordres étaient déjà nettement établis. Les caractères ordinaires des cerveaux sont apparus en différentes étapes de l'histoire des ordres. Le cerveau de *Tetoni*us était celui d'un Primate, même d'un Tarsioïde, à l'Éocène inférieur. Mais il n'y a pas la moindre ressemblance entre le cerveau de *Thinocy*on, Éocène moyen, et les cerveaux de Carnivores vivants ; il n'y en a pas non plus entre le cerveau de l'*Hyracotherium* et celui d'un Ongulé d'aujourd'hui. De nos jours, il y a un type de cerveau d'Ongulé que nous voyons, plus ou moins, de l'hyrax à l'hippopotame, chez les animaux ayant des sabots sur les doigts. Mais, comme vous avez vu, cette corrélation n'a pas toujours existé. De même, le cerveau de l'oiseau jurassique n'était pas encore du type que nous avons considéré comme cerveau de tout animal emplumé ; et il semble que, chez les Hominidés, la station bipède ait précédé les modifications craniennes auxquelles était associé l'agrandissement du cerveau.

Si nous nous souvenons que le cerveau est le seul des organes mous que nous connaissons relativement bien chez les Vertébrés éteints, nous devenons très prudents en utilisant les lois de corrélation déduites des animaux actuels. La présence du corps calleux distingue nettement les cerveaux des Euthériens actuels de ceux des Marsupiaux et des Monotrèmes ; mais il est bien possible, et même probable, que ce pont fibreux liant les néopalliums droit et gauche n'était pas développé entre les petits néopalliums des Euthériens paléocènes et de certains Euthériens de l'Éocène inférieur. Nous n'avons pas le droit, en effet, de supposer que la plus ancienne dent de type euthérien appartenait à un animal possédant le mode de reproduction placentaire.

\* \* \*

Vous avez sans doute compris que ce que j'ai fait ici était de la propagande pour la paléoneurologie. Un pitoyable petit nombre de savants cultivent ce vaste domaine.

Si on accordait plus d'intérêt aux cerveaux fossiles — comme documents sûrs, relatifs à l'histoire des Vertébrés, — nous pourrions espérer nous débarrasser de



certaines idées indignes de notre temps. Un dernier exemple. Les néozoologistes inclinent à considérer le cerveau humain comme la couronne de la création — ils ont raison, naturellement ; mais cela les fait estimer trop haut la valeur des cerveaux dans la nature. Disons-leur que, pour les paléontologues, *Homo* est un genre si jeune qu'il n'a pas pu prouver la valeur d'aucun de ses caractères.

Mettons en évidence aussi l'autre extrémité de la série des Vertébrés vivants, les *Agnatha*, c'est-à-dire les Cyclostomes. Savez-vous qu'il y a dix ans la lamproie de mer a envahi les grands lacs de l'Amérique du Nord ? En 1945, les pêcheurs du lac Michigan avaient pris plus de 5 millions de livres de truites. L'année dernière, ils n'en ont pêché que 3 livres — 3 livres ! Nous devons proclamer à haute voix ce que nous savons du cerveau de l'animal si primitif qui a ainsi anéanti son supérieur sur l'échelle des Vertébrés, le beau téléostéen ; nous savons, grâce à Stensiö, que le cerveau de *Petromyzon* est d'un type qui a continué son existence depuis le Dévonien sans aucun changement progressif, tandis que, chez les Agnathes, le corps a subi de grands changements évolutifs.

---

MOULAGES ENDOCRANIENS NATURELS  
DE MICROCHIROPTÈRES FOSSILES

PAR

Colette DECHASEAUX

PARIS

MASSON ET C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS  
120, Boulevard Saint-Germain, 120





# MOULAGES ENDOCRANIENS NATURELS DE MICROCHIROPTÈRES FOSSILES

PAB

**Colette DECHASEAUX**

Les moulages endocraniens de Microchiroptères fossiles ont fait, jusqu'à présent, l'objet de deux études (1) : ce sont, dans l'une et l'autre, des cerveaux provenant des phosphorites quaternaires de Bouzigues (Hérault), qui sont décrits et figurés ; leur morphologie externe paraît assez voisine — du moins pour l'un d'eux — de celle du cerveau des *Myotis* actuels.

Le but de ce mémoire est de faire connaître quatre autres moulages endocraniens de Microchiroptères, plus anciens que ceux déjà étudiés, puisqu'ils proviennent des phosphorites du Quercy, d'âge éocène-oligocène. L'un d'eux appartient à *Vespertiliavus*, genre que Revilliod (2) considère comme l'ancêtre possible des *Taphozous* actuels ; un autre est celui d'un *Pseudorhinolophus*, enfin deux se rapportent à *Palæophyllophora* (3).

Les cerveaux de trois espèces actuelles, choisies parmi les familles auxquelles appartiennent les moulages endocraniens fossiles ou parmi des familles voisines :

(1) EDINGER (T.), Fossile Fledermausgehirne (*Senckenbergiana*, Bd VIII, H. I, 1926). — DECHA-  
SEAUX (C.), L'encéphale d'un Chiroptère fossile (*Bull. Soc. Géol. France*, 5, t. VIII, 1938).

(2) REVILLIOD (P.), Contribution à l'étude des Chiroptères des terrains tertiaires, 2<sup>e</sup> partie (*Mém. Soc. Pal. Suisse*, vol. XLIV, 1920).

(3) Du point de vue systématique, les Microchiroptères auxquels appartiennent les moulages endocraniens et les cerveaux étudiés se classent ainsi :

Super-famille des EMBALLONUROIDEA.

Famille des *Emballonuridæ*.

Sous-famille des *Emballonurinae* . . . . . { (+ *Vespertiliacus* +,  
*Taphozous*.

Super-famille des RHINOLOPHOIDEA.

Famille des *Hipposideridæ*.

Sous-famille des *Palæophyllophorinæ* ..... + *Palæophyllophora* +.

Sous-famille des *Hipposiderinae* ..... + *Pseudorhinolophus* +.

Famille des *Rhinolophidæ*..... *Rhinolophus*.

Super-famille des VESPERTILIONOIDEA.

Famille des *Vespertilionidæ*.

Sous-famille des *Vespertilioninae* ..... Chauve-souris de Bouzigues (B) +.  
*Myotis*.

Sous-famille des *Miniopterinae*..... *Miniopterus*.

*Rhinolophus ferrum equinum*, *Myotis myotis*, *Miniopterus schreibersi* et l'intérieur de la cavité cérébrale de *Taphozous*, sur laquelle sont bien imprimées les différentes parties du cerveau, forment un matériel de comparaison qui permet de voir dans quelle mesure on peut espérer dégager, de l'observation des moulages endocraniens fossiles, quelques traits de l'histoire du cerveau des Microchiroptères.

Sur les moulages endocraniens étudiés, des fragments de vaisseaux et de sinus appartenant au système circulatoire céphalique sont conservés : un essai d'interprétation et de reconstitution du trajet de quelques-uns de ces éléments sera donné dans la dernière partie de ce mémoire.

### ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES MOULAGES ENDOCRANIENS

#### *Vespertiliavus* sp. (1).

Le moulage endocranien naturel de *Vespertiliavus* (fig. 1) apparaissait sur une petite surface privée d'os, au niveau de la base des hémisphères cérébraux et du mésencéphale ; il a suffi de détacher à l'aiguille les éléments osseux du crâne pour obtenir le moulage complet de la cavité cérébrale et de la cavité nasale.

Les faces dorsale et latérales droite et gauche peuvent être étudiées ; la face ventrale n'est pas accessible à l'observation, car le palais osseux est conservé.

		Longueur totale mesurée de l'extrémité antérieure des bulbes olfactifs à l'extrémité postérieure du cervelet : 17 mm.	
Dimensions	Bulbes olfactifs	{	Longueur : 2 mm.
			Largeur des deux bulbes : 5 mm.
	Cervelet	{	Longueur prise sur le vermis : 4 mm.
			— — sur les hémisphères cérébelleux : 5 ou 6 mm.
			Largeur maximum : 13 mm.
	Hémisphères cérébraux	{	Longueur : 8 mm.
			Largeur maximum : 11 mm.
			Épaisseur : 6-7 mm.

FORME GÉNÉRALE. — L'ensemble du moulage a une forme allongée et aplatie. Les hémisphères cérébraux n'en constituent point la partie la plus importante, car le mésencéphale y occupe une grande surface et le cervelet atteint un grand développement ; c'est d'ailleurs à son niveau que le moulage endocranien présente sa plus grande largeur.

CERVELET. — Le cervelet se caractérise par sa grande largeur, par rapport à sa longueur (plus de trois fois).

(1) Collection du Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Le vermis, de forme symétrique, possède un bord antérieur présentant à droite et à gauche une légère échancrure dans laquelle se place le bord postérieur de la paire postérieure des tubercules quadrijumeaux. Il est rétréci vers l'arrière et muni d'un sillon transversal en arrière duquel on observe une flexure à angle droit ; la moelle, verticale chez les Chiroptères, forme en effet un angle droit avec l'axe longitudinal du cerveau.

Les hémisphères cérébelleux allongés et étroits (ils n'atteignent que la moitié de la largeur du vermis) paraissent limités vers l'extérieur par une dépression

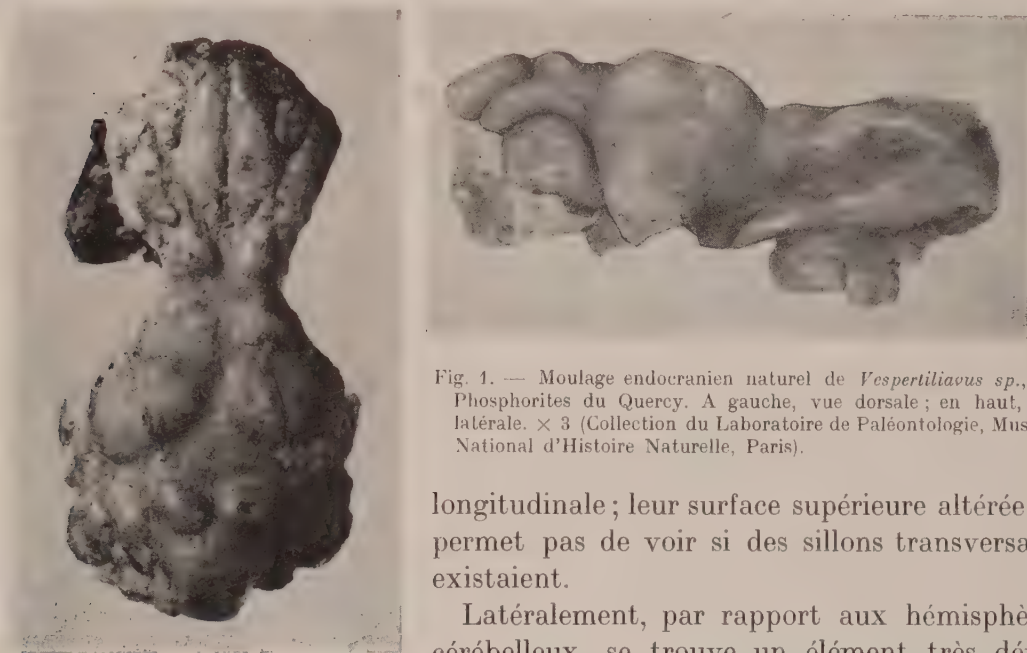


Fig. 1. — Moulage endocranien naturel de *Vespertiliavus* sp., des Phosphorites du Quercy. A gauche, vue dorsale ; en haut, vue latérale.  $\times 3$  (Collection du Laboratoire de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris).

longitudinale ; leur surface supérieure altérée ne permet pas de voir si des sillons transversaux existaient.

Latéralement, par rapport aux hémisphères cérébelleux, se trouve un élément très développé, puisqu'il mesure près de 4 mm de largeur et autant de longueur. Il ne présente aucun rétrécissement comparable à l'attache du flocculus (attache dont on voit seulement la section sur les moulages endocraniens artificiels) et correspond, ainsi que permet de le constater l'observation de la cavité correspondante dans un crâne actuel, au moulage du flocculus et du rocher. Le flocculus ne constitue qu'une partie de cet élément latéral, mais une partie importante, si bien qu'on peut dire que, chez *Vespertiliavus*, le flocculus est très développé.

Du côté droit, et au niveau du bord antérieur du cervelet, une petite protubérance peut être interprétée comme le moulage d'une petite portion de l'anneau tympanique.

**MÉSENCÉPHALE.** — Le mésencéphale est largement découvert sur la face dorsale du moulage, où il occupe, en avant du cervelet et en arrière des hémisphères cérébraux, une surface de 4 mm de longueur sur 6 mm de largeur environ. Des quatre



tubercules quadrijumeaux, ceux de la paire postérieure, beaucoup plus importants que ceux de la paire antérieure, possèdent une forme ovoïde, arrondie postérieurement, effilée vers l'avant ; ils sont orientés de telle façon que leur grand axe fait, avec l'axe longitudinal de l'encéphale, un angle aigu : c'est dire qu'ils ont une direction oblique. Les tubercules quadrijumeaux de la paire antérieure sont globuleux, entièrement découverts par les hémisphères cérébraux qui, à leur niveau, s'écartent largement.

Observés de profil, les tubercules de la paire postérieure arrivent au même niveau que le vermis ; ceux de la paire antérieure occupent une zone légèrement déprimée.

**HÉMISPÈRES CÉRÉBRAUX.** — Les hémisphères cérébraux se caractérisent par leur étalement latéral. Le sillon sagittal mesure à peine 4 mm ; au delà, les hémisphères



Fig. 2. — Profils schématiques du moulage endocranien de *Vespertiliavus* (à gauche) et du cerveau de *Rhinolophus ferrum equinum* (à droite).

*b. o.*, bulbes olfactifs ; *h. c.*, hémisphères cérébraux ; *p. a.*, paire antérieure de tubercules quadrijumeaux ; *p. p.*, paire postérieure de tubercules quadrijumeaux ; *v.*, vermis du cervelet.

sphères s'écartent l'un de l'autre, laissant à découvert non seulement le mésencéphale, mais un territoire triangulaire en avant de celui-ci. Vus de profil, ils sont à peu près au même niveau que le cervelet et que la paire postérieure de tubercules quadrijumeaux (fig. 2).

La scissure rhinale apparaît du côté droit et du côté gauche, mais elle est surtout visible dans sa région postérieure ; elle coupe l'hémisphère à peu près à mi-hauteur. Le lobe piriforme fait saillie très peu en avant du niveau du bord postérieur du néopallium ; ces deux caractères indiquent un rhinencéphale au moins aussi développé que le néopallium.

Les hémisphères sont lisses, marqués seulement par une légère scissure transversale située environ au tiers de leur longueur, et qui correspond à ce que T. Etinger nomme scissure sylvienne.

**BULBES OLFACTIFS.** — Les bulbes olfactifs se situent entièrement en avant des hémisphères cérébraux, dont ils sont séparés par une dépression de 1/2 mm environ de largeur. Écartés à leur base de 1/2 mm également, ils divergent légèrement vers l'avant. Leur forme est celle d'une poire : parfaitement globuleux en arrière, brusquement amincis en avant et prolongés par un petit rameau court et étroit

qui s'intercale entre le moulage de deux cornets du nez. La continuité qui existe entre le moulage endocranien et le moulage de la cavité nasale fait que les bulbes olfactifs ne sont visibles que sur leur face dorsale et sur la partie postérieure de leur face latérale.

*Pseudorhinolophus schlosseri* Revilliod (1).

Le moulage endocranien se présentait comme celui de *Vespertiliavus*. Une fois dégagé, ses faces dorsale et latérales peuvent être examinées, ainsi qu'une partie de la face ventrale (fig. 3).

			Longueur totale mesurée de l'extrémité antérieure des bulbes olfactifs à l'extrémité postérieure du cervelet : 14 mm.	
Dimensions	Bulbes olfactifs	{	Longueur : 1,75 mm.	
			Largeur des deux bulbes : 2 mm.	
	Cervelet	{	Longueur prise sur le vermis : 4 mm.	
			— — sur les hémisphères cérébelleux : 5 mm.	
			Largeur maximum : 7,5 mm.	
	Hémisphères cérébraux	{	Longueur : 6,5 mm.	
Largeur maximum : 7,5 mm.				
Épaisseur : 6 mm.				

FORME GÉNÉRALE. — Le contour du moulage endocranien possède une forme ovale ; le maximum de largeur se trouve environ au milieu de la longueur. Le mésencéphale est bien découvert.

CERVELET. — Vermis et hémisphères cérébelleux sont visibles en vue dorsale ; les hémisphères sont plus longs que le vermis et moins larges ; on ne distingue pas de sillon à leur surface. Sur le vermis, de forme quadrangulaire, un sillon transversal postérieur existe un peu en avant de la flexure à angle droit caractéristique des Chiroptères. Chaque hémisphère cérébelleux est limité à l'extérieur, par un gros cordon correspondant au moulage d'un élément de la circulation céphalique (voir p. 19). Latéralement, par rapport à l'hémisphère droit, une petite masse cassée correspond à une partie du flocculus.

MÉSENCÉPHALE. — Les tubercules quadrijumeaux de la paire postérieure sont accolés aux angles antérieurs du vermis si bien qu'ils paraissent en constituer le prolongement ; ils divergent de sorte qu'il existe entre eux un grand intervalle. En avant d'eux, le mésencéphale est déprimé, mais on ne peut identifier le contour des tubercules antérieurs : petits, ils semblent être très rapprochés l'un de l'autre et arrondis.

(1) Collection du Musée d'Histoire naturelle de Bâle, QV 370.

**HÉMISPHÈRES CÉRÉBRAUX.** — Les hémisphères cérébraux sont renflés au-dessus du mésencéphale, mais, vus de profil, ils ne dépassent pas le niveau du vermis. Le sillon sagittal mesure 5 mm. On ne peut observer la rhinale. Le lobe piriforme est très saillant, sur le tiers postérieur de l'hémisphère. La section de  $V_3$  est bien marquée ; en avant s'observent les lobes parolfactifs. Un vaisseau méningé est conservé sur chaque hémisphère, à peu près à mi-hauteur.

Il y a un seul sillon à la surface du néopallium (scissure sylvienne), mais profond et délimitant, dans la région antérieure, un lobe allongé et ovale.

**BULBES OLFACTIFS.** — Les bulbes olfactifs frappent par leur étroitesse relative ; ils sont accolés l'un à l'autre et leur face inférieure est dans le prolongement de la face inférieure du télencéphale.

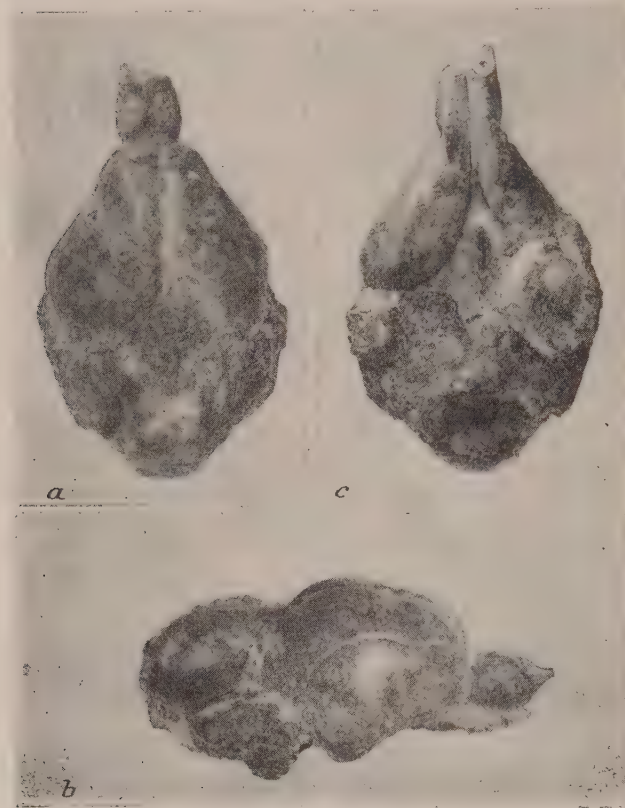


Fig. 3. — Moulage endocranien naturel de *Pseudorhinolophus schlosseri* Revilliod, des Phosphorites du Quercy. *a*, vue dorsale ; *b*, vue latérale ; *c*, vue ventrale.  $\times 4$  (Collection du Musée d'Histoire naturelle de Bâle).

***Pallæophyllophora oltina*  
Delfortrie (1).**

Le mode de fossilisation est le même que celui des échantillons précédents. Le moulage QP 781 peut être étudié sur toutes ses faces (voir fig. 4) ; le moulage QP 802, sur ses faces dorsale et latérales.

**FORME GÉNÉRALE.** — Le moulage endocranien a une forme ovale, élargie en arrière au niveau de l'extrémité postérieure du télencéphale et du cervelet, légèrement renflée. Entre les hémisphères cérébraux et le cervelet, une petite surface découverte correspond au mésencéphale (les deux spécimens sont semblables).

(1) Collection du Musée d'Histoire naturelle de Bâle, QP 781 et 802.



		Longueur totale mesurée de l'extrémité antérieure des bulbes olfactifs à l'extrémité postérieure du cervelet		{	QP 802 : 16,5 mm.
				{	QP 781 : 16,5 mm.
Dimensions	Bulbes olfactifs	Longueur	{	QP 802 : 2 mm.	
			{	QP 781 : 2 mm.	
		Largeur des deux bulbes	{	QP 802 : 3,5 mm.	
			{	QP 781 : 3,5 mm.	
	Cervelet	Longueur prise sur le vermis	{	QP 802 : 5,3 mm.	
			{	QP 781 : 5,6 mm.	
		— — sur les hémisphères cérébelleux	{	QP 802 : 6 mm.	
			{	QP 781 : 6 mm.	
		Largeur maximum ?	{	QP 802 : 10,3 mm.	
			{	QP 781 : 9,75 mm.	
Hémisphères cérébraux		Longueur	{	QP 802 : 8,5 mm.	
			{	QP 781 : 8 mm.	
		Largeur maximum	{	QP 802 : 10 mm.	
			{	QP 781 : 9,5 mm.	
		Épaisseur	{	QP 802 : 7,5 mm.	
			{	QP 781 : 7,5 mm.	

**CERVELET.** — Le cervelet est très élargi par rapport à sa longueur ; le vermis, de forme symétrique, possède un contour quadrangulaire ; sa surface est lisse, coupée par un sillon transversal en arrière duquel on observe la courbure à angle droit. Les hémisphères cérébelleux, presque aussi larges que le vermis, remontent légèrement en avant de lui ; un sillon transversal bien net, situé en avant du sillon du vermis, les coupe. Les flocculus existaient, mais on ne peut en observer que la région adjacente aux hémisphères cérébelleux sur l'échantillon QP 781. Sur l'échantillon QP 802, du côté droit, on voit que le flocculus fait partie d'un élément à peu près aussi important que l'hémisphère cérébelleux.

**MÉSENCÉPHALE.** — Le mésencéphale apparaît comme une zone relativement étroite, déprimée, entre le cervelet et les hémisphères cérébraux. Sur les deux spécimens, le contour des tubercules quadrijumeaux est imprécis : on peut toutefois dire que les tubercules de la paire postérieure, plus développés que ceux de la paire antérieure, sont écartés, de forme ovoïde, avec un grand axe faisant, avec l'axe sagittal du moulage, un angle de 90° (en vue dorsale, ils paraissent horizontaux). Les tubercules de la paire antérieure, visibles sur l'échantillon QP 781, sont peu saillants, plus rapprochés l'un de l'autre que ceux de la paire postérieure.

**HÉMISPHERES CÉRÉBRAUX.** — En vue dorsale, les hémisphères cérébraux possèdent une forme triangulaire ; observés de profil, ils arrivent au même niveau que le vermis. Le sillon sagittal mesure 6 mm (échantillon QP 781) et 7 mm (échantillon QP 802).

La scissure rhinale antérieure apparaît à l'extrémité tout à fait antérieure des hémisphères et se situe sur leur moitié inférieure ; le lobe piriforme fait saillie en avant du bord postérieur du néopallium. Ces deux traits indiquent un rhinencéphale plus réduit que le néopallium.

Les hémisphères sont lisses, marqués seulement par la scissure sylvienne qui, débutant aux deux tiers ou à la moitié du sillon sagittal, se dirige ensuite obliquement vers l'avant.

Un vaisseau méningé et des vaisseaux situés entre les hémisphères cérébelleux, le flocculus et les hémisphères cérébraux, sont conservés sur les deux spécimens (voir p. 19).

En vue ventrale, la section de la branche mandibulaire du trijumeau s'observe (surtout à droite) ; en avant d'elle, deux renflements allongés correspondent aux lobes parolfactifs. Dans l'intervalle laissé libre par



Fig. 4. — Moulage endocranien naturel de *Palæophyllophora oltina* Delfortrie, des Phosphorites du Quercy. *a*, vue ventrale ; *b*, vue latérale ; *c*, vue dorsale.  $\times 4$  (Collection du Musée d'Histoire naturelle de Bâle).

l'écartement des deux moitiés du télencéphale, une protubérance piriforme, de taille relativement grande par rapport à l'ensemble du moulage endocranien (puisque'elle mesure 2 mm de largeur maximum sur 3 mm de longueur), représente le moulage de la selle turcique.

**BULBES OLFACTIFS.** — De forme ovale, les bulbes olfactifs sont remarquables par leur orientation : ils sont redressés, c'est-à-dire que, vus de profil, leur face inférieure fait un angle obtus avec la face inférieure du télencéphale ; vers l'avant,

ils s'écartent. En vue ventrale, leur extrémité, tout à fait antérieure, apparaît parsemée de petites protubérances à section arrondie qui correspondent aux terminaisons olfactives.

*Chauves-souris de Bouzigues (1).*

Les bulbes olfactifs manquent sur l'échantillon B (voir fig. 9). Les deux échantillons ont été décrits dans une note antérieure (2). On peut compléter cette description en précisant

que le mésencéphale, dans sa partie correspondant aux tubercules quadrijumeaux antérieurs, est déprimé; que les hémisphères cérébraux sont renflés et sail-  
lants, dépassant le niveau du cer-  
velet; que les hémisphères céré-

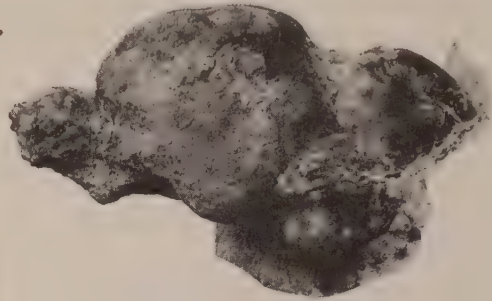
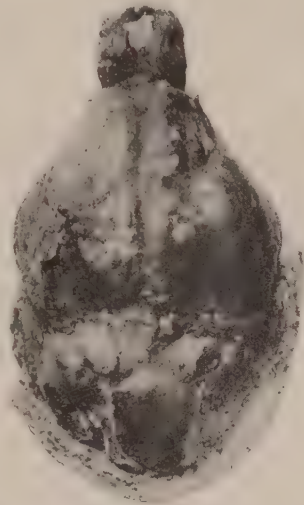


Fig. 5. — Moulage endocranien naturel d'une chauve-souris des Phosphorites de Bouzigues (échantillon A). A gauche, vue dorsale; en haut, vue latérale.  $\times 4$  (Collection de Paléontologie de l'École Nationale supérieure des Mines, Paris).

belleux sont aussi importants que le vermis; enfin qu'il existait à l'extérieur des hémisphères cérébelleux un flocculus difficilement distinguable du moulage du rocher.

Malgré un ensemble de caractères communs, les deux moulages ne sont pas identiques; les hémisphères cérébraux sont accolés l'un à l'autre sur la presque totalité de leur longueur (échantillon A, fig. 5), ils s'écartent en arrière à partir du tiers de leur longueur (échantillon B, voir fig. 9); les tubercules quadrijumeaux de la paire postérieure, orientés horizontalement sur B, possèdent, au contraire, une direction légèrement oblique sur A.

COMPARAISON DES MOULAGES ENDOCRANIENS NATURELS FOSSILES  
AVEC DES CERVEAUX ACTUELS

*Vespertiliavus et Taphozous.*

Il n'a pas été possible d'observer directement un cerveau ou un moulage endocranien artificiel de *Taphozous*: c'est seulement l'examen du crâne qui a permis de

(1) Collection de Paléontologie de l'École nationale supérieure des Mines, Paris.

(2) DECHASEAUX (C.). *Loc. cit.*



se faire une idée des caractères du moulage endocranien, car les os, particulièrement minces, laissent voir, par transparence, la surface interne de la cavité cérébrale, sur laquelle sont imprimées les diverses régions du cerveau (1).

Il suffira d'énumérer les traits qui caractérisent le moulage endocranien artificiel, tel qu'on peut le reconstituer, en se limitant à ceux que montre le moulage endocranien de la forme fossile (2).

FORME GÉNÉRALE. — En vue dorsale, le moulage est ovale, peu allongé dans le sens longitudinal. Les hémisphères cérébraux, rapidement élargis d'avant en arrière, possèdent un contour qui se continue régulièrement avec celui des hémisphères cérébelleux, ce qui contribue à donner à l'ensemble sa forme ovoïde. En vue latérale, le moulage est élevé, le bord postérieur des hémisphères cérébraux étant le plus renflé.

CERVELET. — Peu allongé d'arrière en avant, mais bien développé en largeur, le cervelet comporte des hémisphères dont il est difficile de préciser, en observant seulement le crâne, la limite avec le vermis.

L'intérieur de la cavité cérébrale que l'on peut voir par le *foramen magnum* montre une *fossa subarcuata* largement ouverte, ce qui indique la présence d'un gros flocculus (sur le moulage, on doit observer, à l'extérieur des hémisphères cérébelleux, une masse globuleuse comprenant, avec le flocculus, le moulage du rocher).

MÉSENCÉPHALE. — Seuls les tubercules quadrijumeaux de la paire postérieure sont visibles sur la face dorsale du crâne : légèrement éloignés l'un de l'autre, de forme ovoïde, leur grand axe fait un angle voisin de 90° avec le sillon sagittal. Si on regarde la face interne de la cavité cérébrale, deux petites dépressions arrondies situées en avant d'eux marquent l'empreinte, très faible, de la paire antérieure. Ainsi, en vue dorsale, le mésencéphale doit être découvert entre les hémisphères cérébraux et le cervelet.

TÉLENCÉPHALE. — Les hémisphères cérébraux s'écartent légèrement l'un de l'autre vers l'arrière ; ils sont peu allongés et bien arrondis dans leur région postérieure. Il n'est pas possible de voir où se situait la scissure rhinale, ni de donner une indication sur la position du lobe piriforme.

La comparaison des moulages endocraniens de *Vespertiliavus* et de *Taphozous* fait apparaître quelques différences bien marquées : différence dans la forme générale, beaucoup plus ramassée chez *Taphozous* que chez *Vespertiliavus*, ceci à cause du plus grand développement des hémisphères cérébraux et de la moins grande extension du mésencéphale ; différence dans le cervelet, dont les hémisphères s'étaient plus en largeur et, peut-être en liaison avec ce trait, orientation des tubercules quadrijumeaux de la paire postérieure horizontaux ou presque chez *Taphozous*, fortement obliques chez *Vespertiliavus* ; différence dans la forme des hémisphères cérébraux renflés et peu écartés chez le genre actuel, aplatis et très

(1) Le crâne examiné provient des Collections du Laboratoire de Mammalogie du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris.

(2) Il en sera de même pour les cerveaux actuels (*Rhinolophus*, *Myotis* et *Miniopterus*).

écartés dans *Vespertiliavus*. En somme, entre l'Éocène-Oligocène et la période actuelle, la morphologie externe du cerveau a subi des modifications telles que le cerveau de *Taphozous* accuse des caractères nettement plus évolués que ceux de *Vespertiliavus*.

***Pseudorhinolophus*, *Palæophyllophora* et *Rhinolophus*.**

Le cerveau de *Rhinolophus ferrum equinum* a été prélevé sur plusieurs individus conservés dans le formol (fig. 6).

**FORME GÉNÉRALE.** — En vue dorsale, l'encéphale s'inscrit à peu près dans un rectangle, sa plus grande dimension étant de l'extrémité antérieure du télencéphale au cervelet. En vue latérale, le néopallium arrive au-dessus du vermis et des tubercules quadrijumeaux postérieurs ; les tubercules de la paire antérieure occupent une surface légèrement déprimée (voir fig. 2).

**CERVELET.** — La longueur du cervelet atteint environ la moitié de la longueur des hémisphères cérébraux ; le vermis n'est pas plus développé en largeur que les hémisphères latéraux, mais ceux-ci sont bien plus longs que lui. Les flocculus ne sont pas gros.

**MÉSENCÉPHALE.** — Le mésencéphale, bien découvert, représente une surface de forme approximativement trapézoïdale occupée par les deux paires de tubercules quadrijumeaux. Les postérieurs, ovales et allongés, ont leur grand axe qui fait un angle très voisin de 90° avec l'axe longitudinal du cerveau, les antérieurs sont triangulaires et beaucoup plus petits.

**TÉLENCÉPHALE.** — Les hémisphères cérébraux, bien développés, s'élargissent rapidement, atteignant leur maximum de largeur à mi-longueur. Sur la ligne médiane, ils s'écartent à partir du tiers postérieur, laissant à découvert le mésencéphale. Le lobe piriforme se situe assez en avant du bord postérieur des hémisphères cérébraux, environ à mi-longueur du télencéphale. On ne peut observer la scissure rhinale.

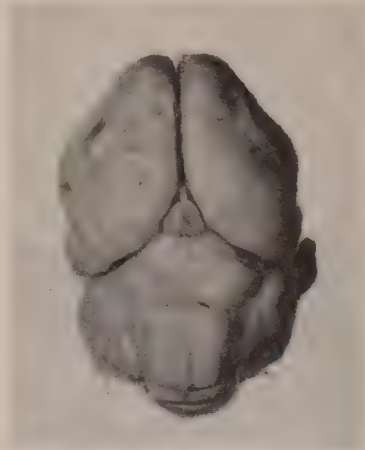


Fig. 6. — Encéphale de *Rhinolophus ferrum equinum*, prélevé sur un animal conservé dans le formol. Vue dorsale (les bulbes olfactifs manquent)  $\times 4$ .

*Pseudorhinolophus*, *Palæophyllophora* et *Rhinolophus* n'appartiennent pas à la même famille, et ceci se traduit dans la morphologie externe de leur cerveau : les moulages endocraniens des formes fossiles et le cerveau du genre actuel ne sont pas construits sur le même type ; en particulier, les hémisphères cérébraux de l'actuel *Rhinolophus* s'écartent plus tôt l'un de l'autre que chez les genres fossiles ; le mésencéphale est plus largement découvert chez *Rhinolophus* que chez *Pseudorhinolophus* ou *Palæophyllophora*. Ces traits doivent peut-être répondre à des

caractères de famille plutôt qu'à des caractères d'évolution (ou de non-évolution), car le cerveau de *Rhinolophus* accuse par ailleurs une évolution plus avancée que celui des deux genres fossiles : c'est particulièrement net dans le grand développement pris par les hémisphères cérébelleux, qui atteignent l'importance du vermis.

Si cette comparaison ne peut donner aucune indication sur l'évolution de la morphologie externe du cerveau chez trois genres n'ayant en commun que des caractères qui permettent seulement de les réunir dans la même super-famille, du moins souligne-t-elle la grande variété présentée par le cerveau dès lors qu'il s'agit de genres n'appartenant pas à la même famille ou à la même sous-famille. C'est à une remarque du même genre que conduit la comparaison du moulage endocranien des échantillons de Bouzigues avec deux *Vespertilionidés* actuels.

### *Chauve-souris de Bouzigues, Myotis et Miniopterus.*

#### *Myotis myotis.*

FORME GÉNÉRALE. — De forme ovale allongée (fig. 7), le cerveau de *Myotis* possède des hémisphères cérébraux renflés au-dessus du mésencéphale qui, de ce fait, paraît être une zone déprimée.

CERVELET. — Le vermis coupé par des sillons transversaux est nettement plus étroit que les hémisphères cérébelleux ; il y a un flocculus bien développé.



Fig. 7. — Encéphale de *Myotis myotis* en vue dorsale.  $\times 4$  (d'après T. Edinger).

MÉSENCÉPHALE. — Le mésencéphale occupe un territoire bien découvert entre le bord postérieur des hémisphères cérébraux et le cervelet. Les tubercules quadrijumeaux de la paire postérieure sont ovales, de grande taille, et orientés de façon que leur grand axe fait un angle de  $90^\circ$  avec l'axe sagittal du cerveau ; la paire antérieure triangulaire est petite.

TÉLÉNCÉPHALE. — Les hémisphères cérébraux allongés, bien développés, sont accolés, dans leur position antérieure, sur les deux tiers de leur longueur ; ils s'écartent ensuite. Leur bord antérieur est large : plus de la moitié de leur largeur maximum (environ les  $4/7$ ).

#### *Miniopterus schreibersi.*

FORME GÉNÉRALE. — Le cerveau de *Miniopterus* (fig. 8) se caractérise par une forme globuleuse, aussi large que longue. Vu de profil, il ne présente aucune zone déprimée correspondant au mésencéphale ; celui-ci occupe une petite surface.

CERVELET. — Le cervelet est remarquable par le grand développement qu'il atteint. Sa longueur dépasse les trois quarts de la longueur des hémisphères cérébraux. Le vermis est deux fois



plus volumineux que les hémisphères cérébelleux : ceux-ci, nettement détachés du vermis, constituent de chaque côté de lui deux masses globuleuses ; ils ne s'étendent pas en avant du bord antérieur du vermis, qui est arrondi. Les flocculus sont importants et situés en arrière, car ils dépassent le bord postérieur des hémisphères cérébelleux.

**MÉSENCÉPHALE.** — C'est une étroite bande arquée qui épouse très exactement le bord antérieur arrondi du vermis ; les tubercules quadrijumeaux de la paire postérieure sont quadrangulaires et seuls bien visibles ; ceux de la paire antérieure, très petits, sont un peu recouverts par le bord postérieur des hémisphères cérébraux.

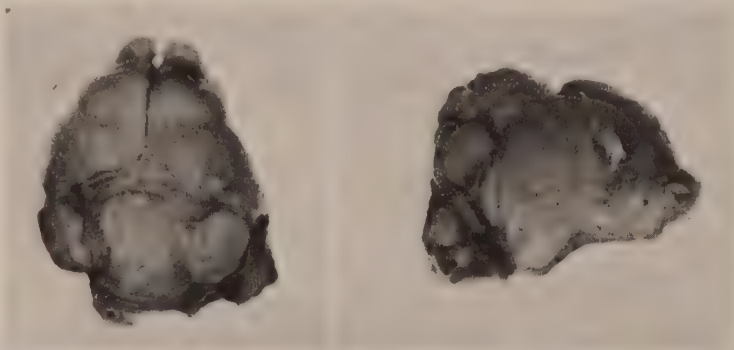


Fig. 8. — Encéphale de *Miniopterus schreibersi* en vue dorsale (à gauche) et en vue latérale (à droite), prélevé sur un animal conservé dans le formol.  $\times 4$ .

**TÉLENCÉPHALE.** — Les hémisphères cérébraux sont courts, mais très renflés et très élevés dans la région du lobe piriforme ; leur bord postérieur s'étale latéralement.

Ces brèves descriptions suffisent à montrer la grande différence qui existe entre les cerveaux de ces deux *Vespertilionidæ* actuels. Des deux moulages provenant des phosphorites de Bouziques, seul le moulage B, fig. 9, ressemble au cerveau de *Myotis*. Non seulement il s'agit de cerveaux construits sur le même type — c'est particulièrement net pour la forme des hémisphères cérébraux, dans leur région postérieure, — mais on peut dire qu'il n'existe entre eux qu'une petite différence concernant le plus grand développement de la partie antérieure des hémisphères cérébraux chez *Myotis*. Au Quaternaire, vivaient des chauves-souris dont le cerveau est, à très peu de chose près, celui des *Myotis* actuels.

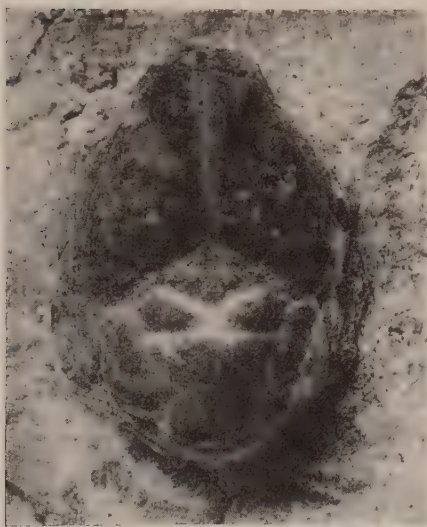


Fig. 9. — Moulage endocranien naturel d'une chauve-souris des Phosphorites de Bouziques (échantillon B). Vue dorsale.  $\times 4$ . (Collection de Paléontologie, de l'École Nationale supérieure des Mines, Paris).

Le moulage endocranien A diffère, par contre, de celui de *Myotis*. Les hémisphères cérébraux s'écartent moins l'un de l'autre, vers l'arrière ; ils n'ont pas une forme renflée comparable à celle de *Myotis* ; leur région antérieure est, toutes proportions gardées, presque moitié moins large ;

enfin les tubercules quadrijumeaux de la paire postérieure ne sont pas orientés

comme ceux de *Myotis*, étant un peu obliques. Étant donnée la grande variété de cerveaux observée chez les Microchiroptères actuels, il y a peut-être lieu de penser que le moulage endocranien A appartient à un autre genre et qu'au Quaternaire, dans les régions où se sont déposées les Phosphorites de Bouziques, vivaient au moins deux genres différents de chauves-souris, mais je n'ai pu trouver dans les collections aucune forme à laquelle ce moulage A puisse être rapporté. Il présente, par contre, quelques ressemblances avec celui de *Pseudorhinolophus*.

## CONCLUSIONS

Les comparaisons entre les moulages endocraniens naturels fossiles de *Vespertilivus*, *Palæophyllophora*, *Pseudorhinolophus*, *Myotis* quaternaire et les cerveaux de Microchiroptères actuels *Rhinolophus*, *Myotis*, *Miniopterus* suggèrent quelques remarques.

### I

L'encéphale des Microchiroptères, qu'il appartienne à des formes fossiles ou actuelles, paraît caractérisé par le grand développement des régions auxquelles les neurologistes attribuent des fonctions d'équilibration ou d'acoustique et par la réduction de celles qui sont liées à l'olfaction.

Chez tous, le cerveau postérieur est volumineux ; le flocculus des fossiles constitue, à l'extérieur des hémisphères cérébelleux, des masses aussi importantes qu'eux : l'archéocérébellum entre ainsi, pour une grande part, dans la formation du cervelet.

Le mésencéphale occupe entre le cervelet et les hémisphères cérébraux une zone entièrement découverte, sauf chez *Miniopterus*, où les tubercules de la paire antérieure sont en partie cachés par les hémisphères cérébraux. De façon constante, les tubercules de la paire postérieure (paire cochléaire) sont plus gros, plus renflés, que ceux de la paire antérieure (paire optique), légèrement écartés l'un de l'autre, sauf chez *Miniopterus* ; dans leur intervalle, se place l'extrémité antérieure du vermis ; les hémisphères cérébelleux remontent de chaque côté d'eux ; ils occupent de la sorte un espace limité en arrière par le bord antérieur du vermis et latéralement par le bord antérieur des hémisphères cérébelleux.

La présence de ces traits paraît être en rapport avec l'adaptation au vol actif réalisée par ces Mammifères. Le flocculus fait partie de l'archéocérébellum, qui « représente le centre fonctionnel des voies de contrôle de l'équilibration ou, mieux, de l'orientation, facteur de l'équilibration » (1). Les tubercules quadri-

(1) DELMAS (J. et A.), Voies et centres nerveux (*Introduction systématique à la neurologie*, Masson et C<sup>ie</sup> Paris, 1954).

jumeaux de la paire postérieure sont les centres réflexes liés aux voies acoustiques.

Les Microchiroptères sont des Mammifères microsmatiques : la position de la rhinale, chaque fois qu'on peut l'observer, celle du lobe piriforme par rapport au bord postérieur des hémisphères cérébraux, celle des bulbes olfactifs par rapport au bord antérieur des hémisphères cérébraux indiquent que le néopallium est plus développé que le rhinencéphale (sauf chez *Vespertiliavus*, où rhinencéphale et néopallium sont sensiblement d'égale importance). L'olfaction, qui est le sens prédominant chez un Mammifère primitif, par exemple, joue, chez un animal qui vole, un rôle secondaire. A l'appui de cette affirmation, il suffira de citer le grand développement pris, dans un cerveau d'oiseau, par les lobes optiques, où aboutissent, entre autres voies, les voies acoustiques et optiques, alors que ce qui a trait à l'olfaction est très réduit.

Toutefois ces constatations ne peuvent pas être érigées en règle s'appliquant à d'autres formes, car les Mégachiroptères, qui volent comme les Microchiroptères, possèdent un encéphale aux caractères bien différents : ce sont des Mammifères macrosmatiques ; le télencéphale est beaucoup plus développé, relativement au cervelet, que chez les Microchiroptères, le mésencéphale n'est pas découvert, pour ne citer que quelques-uns de leurs traits caractéristiques.

## II

Les traits généraux de l'encéphale des Microchiroptères mis à part, la morphologie externe du cerveau présente, chez les trois genres actuels examinés, une grande diversité. Elle tient à la forme générale

de l'ensemble, à celle des hémisphères cérébraux, aux proportions relatives des divers constituants, c'est ce que met en évidence la figure 10, sur laquelle les contours schématiques de deux cerveaux sont placés côte à côte.

Mais la plupart de ces caractères, comme d'ailleurs ceux qui définissent, d'une façon générale, l'encéphale d'un Microchiroptère, se modifient au cours de l'évolution ; ce sont même eux qui sont pris comme critères d'évolution : un cerveau de forme « ramassée », dans lequel le mésencéphale n'apparaît pas en vue dorsale, est considéré comme plus évolué que celui dans lequel télencéphale, mésencéphale

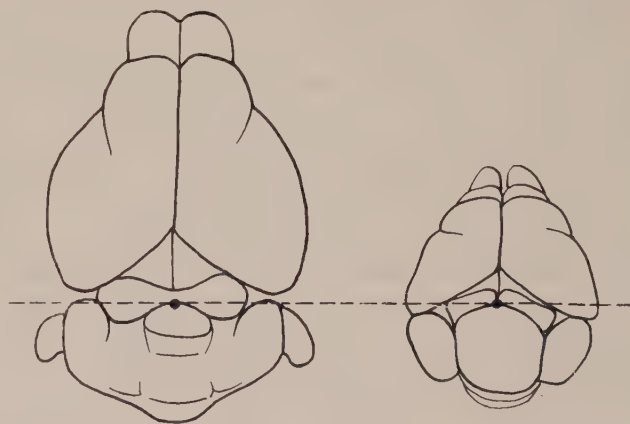


Fig. 10. — Contour schématique des cerveaux de deux Microchiroptères actuels, *Myotis* (à gauche) et *Miniopterus* (à droite).  $\times 4$ .

Le point le plus antérieur du vermis de chaque encéphale est sur l'horizontale tracée en tireté.



et cerveau postérieur sont en disposition sériée ; des hémisphères cérébraux très développés, par rapport à l'ensemble du cerveau, marquent une évolution avancée, de même des hémisphères cérébelleux importants par rapport au vermis. Si bien que, étudiés dans cet esprit, les cerveaux des Microchiroptères actuels apparaissent comme des cerveaux diversement évolués ; celui de *Myotis* serait plus évolué que celui de *Rhinolophus*, car ses hémisphères cérébraux sont plus grands, son mésencéphale moins découvert et ses hémisphères cérébelleux plus importants. *Miniopterus* posséderait un cerveau très évolué à cause du renflement des hémisphères cérébraux au-dessus du mésencéphale et de la petite surface occupée par ce dernier, mais son gros vermis et ses petits hémisphères cérébelleux constituent plutôt des caractères primitifs et peu évolués. Une telle constatation ne peut que rendre plus délicate l'interprétation des moulages endocraniens fossiles, et plus difficile un essai sur l'histoire du cerveau des Microchiroptères.

### III

Le fait d'observer, sur un moulage endocranien, des caractères plus ou moins évolués, ne permettra pas d'en déduire, à coup sûr, qu'à telle époque les cerveaux des Microchiroptères sont, d'une façon générale, à tel stade d'évolution, car, de même que dans la faune actuelle on connaît des cerveaux diversement évolués, de même il a pu coexister, à certaines époques géologiques, des cerveaux d'évolution plus ou moins avancée. Et c'est précisément ce que nous montrent les trois types de moulages endocraniens provenant des Phosphorites du Quercy : celui de *Vespertiliavus* est primitif, ceux de *Palæophyllophora* et de *Pseudorhinolophus* plus évolués, celui de *Palæophyllophora* est même plus évolué que certains cerveaux actuels, comme *Myotis*. Si on avait connu seulement le cerveau de *Vespertiliavus*, on aurait été tenté de dire qu'à l'Éocène-Oligocène les Microchiroptères avaient un cerveau primitif à mésencéphale très découvert, à rhinencéphale aussi développé que le néopallium, etc. La réalité apparaît plus complexe : l'évolution du cerveau, dans chaque lignée de Microchiroptères, a dû se faire à un rythme différent, et ce ne sont pas les genres au cerveau le plus évolué qui ont atteint l'époque actuelle : *Myotis*, peu évolué, existe tel, depuis le Quaternaire ; *Palæophyllophora*, évolué, appartient à une sous-famille qui n'a pas dépassé l'Oligocène ; *Pseudorhinolophus* évoque, à la taille près, une forme du Quaternaire (échantillon A de Bouzigues), et de l'Éocène-Oligocène au Quaternaire il n'y aurait eu là aucun changement notable dans la morphologie externe du cerveau. C'est peut-être chez *Vespertiliavus*, considéré généralement comme un ancêtre de *Taphozous*, qu'il est le plus facile de voir les modifications subies par l'encéphale (voir p. 12) ; on manque toutefois de types d'âge intermédiaire, si bien qu'il est impossible de savoir si l'évolution a été continue ou si elle a subi des périodes d'arrêt.

Toutes ces remarques montrent que l'histoire du cerveau des Microchiroptères n'est pas différente de celle de Mammifères moins strictement adaptés à un genre de vie spécial où chaque lignée évolue à sa façon, selon un rythme qui lui est propre, si bien qu'à la même époque on observe souvent des cerveaux à des stades différents d'évolution, dans des lignées différentes. Bien que la chauve-souris possède son membre antérieur différencié en aile, et que l'adaptation au vol soit réalisée de façon définitive, son cerveau continue à évoluer : une fois de plus, on constate un décalage entre l'évolution du squelette — et plus spécialement du squelette des membres — et celle du cerveau.

### Essai d'interprétation des éléments appartenant au système circulatoire céphalique.

Au cours de la description des moulages endocraniens de *Pseudorhinolophus*, *Palaeophyllophora*, et des chauves-souris de Bouzigues, nous avons noté la présence, en deux régions, de fragments de vaisseaux : 1° sur la face latérale des hémisphères cérébraux, fin vaisseau au trajet plus ou moins sinueux, portant de nombreuses ramifications, mais présentant toujours la même courbure (voir fig. 3 b et 4 b); 2° le long du bord externe des hémisphères cérébelleux et en avant de la région tympanique, cordons orientés comme l'indique la figure 12.

1° Pour identifier le premier de ces vaisseaux, il y a lieu de rappeler les grandes lignes de la circulation carotidienne céphalique des Microchiroptères.

Les travaux anciens de Calori (1), Hyrtl, Tandler, Gross sur *Vespertilio* et *Rhinolophus*, ceux plus généraux de Van Kampen, ont montré que la carotide interne donne, à son entrée dans la cavité tympanique, une branche latérale, l'artère stapédienne, nettement plus importante que son prolongement; cette branche se continue dans la cavité cérébrale par un rameau supérieur qui donne l'artère méningée moyenne, tandis que la suite de ce rameau constitue l'artère ethmoïdale et l'artère frontale (fig. 11).

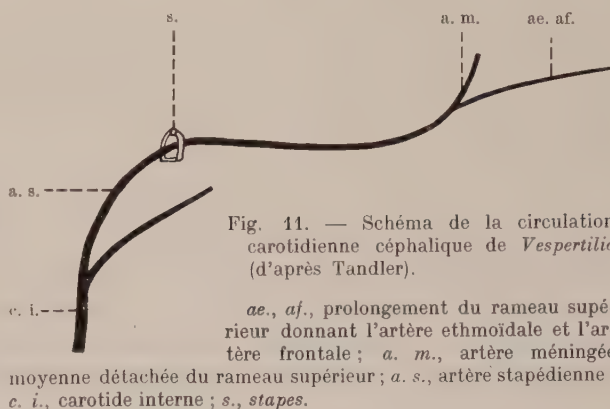


Fig. 11. — Schéma de la circulation carotidienne céphalique de *Vespertilio* (d'après Tandler).

ae., af., prolongement du rameau supérieur donnant l'artère ethmoïdale et l'artère frontale; a. m., artère méningée moyenne détachée du rameau supérieur; a. s., artère stapédienne; c. i., carotide interne; s., stapes.

(1) CALORI (L.), Sul corso e sulla distribuzione delle arterie della cavità del timpano ne' Chiropteri negli Insettivori e nei Roditori (*Mem. Acc. Sc. Ist. Bologna*, t. VII, 1856). — TANDLER (J.), Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia (*Denks. der kais. Ak. der Wiss., Math.-Naturw. Cl.*, Bd 67, 1899). — KAMPEN (P. N. Van), Die Tympanalgegend des Säugierschädels (*Morph. Jahrb.*, Bd XXXIV, H. 3-4, 1905).

Le trajet de la carotide interne et de ses ramifications (1) apparaît, du moins en partie, à la surface des os du crâne ; c'est ainsi qu'on peut observer chez *Rhinolophus ferrum equinum* le trajet de l'artère à sa sortie de la cavité tympanique ; elle passe dans un épaississement de l'os qui occupe la dépression située, sur le moulage, en arrière des hémisphères cérébraux ; elle poursuit son trajet le long d'une gouttière faiblement creusée sur la face interne de la région temporo-frontale, dessinant une courbure comparable à celle du petit vaisseau observé sur les moulages endocraniens ; elle se continue vers l'avant jusqu'au bulbe olfactif et atteint la lame ethmoïdale.

Mais, sur les pièces fossiles, ce vaisseau s'interrompt brusquement à l'arrière des hémisphères cérébraux, 1 ou 2 mm avant d'atteindre la région tympanique.

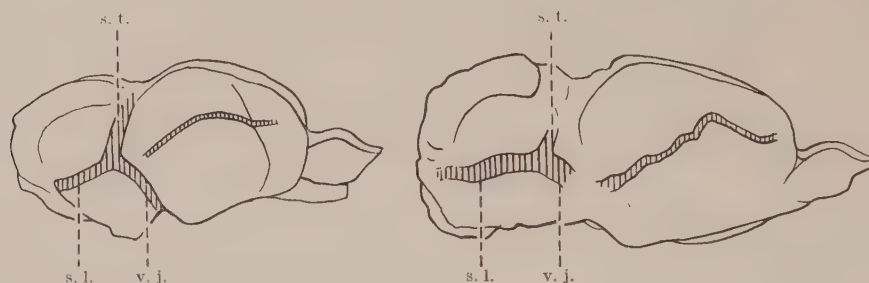


Fig. 12. — Localisation schématique des fragments de vaisseaux conservés sur la face latérale des moulages endocraniens de *Pseudorhinolophys* (à gauche) et *Palæophyllophora* (à droite).

s. l., sinus latéral ; s. t., sinus transverse ; v. j., veine jugulaire externe. Sur les hémisphères, marquée en hachures, portion de l'artère méningée moyenne.

On peut expliquer ceci de la façon suivante : quand on détache les os qui adhèrent à la surface du moulage endocranien afin de le mettre à jour, on enlève, avec l'os, là où il est épais, la portion de vaisseau qu'il renferme ; celui-ci n'apparaîtra qu'à partir de l'endroit où l'os est devenu mince, ce qui se produit 1 ou 2 mm en avant de la dépression qui sépare le télencéphale du cervelet. On observe exactement la même chose en avant des hémisphères cérébraux : le petit vaisseau s'interrompt au niveau de la dépression qui sépare l'extrémité antérieure des hémisphères cérébraux et les bulbes olfactifs ; l'explication qu'on peut en donner est la même, l'os, étant épais, entraîne avec lui une portion du vaisseau.

La position, de ce vaisseau et le dessin de son trajet permettent de l'identifier avec l'artère méningée moyenne.

2° Sur la face latérale des moulages endocraniens de *Pseudorhinolophus* et de *Palæophyllophora*, on observe, le long du bord externe des hémisphères cérébelleux, un cordon de diamètre relativement élevé ; il se continue vers l'avant par deux branches : l'une d'elles occupe la dépression en arrière du télencéphale,

(1) Ce trajet a pu être suivi, avec précision, sur un Rhinolophe injecté par M. C. Guth ; il est bien conforme au schéma donné par Tandler.



l'autre descend en avant du flocculus (chez *Palaeophyllophora*). Ce trajet est schématisé (fig. 12).

Il s'agit respectivement du sinus latéral, du sinus transverse (dans sa portion rattachée au sinus latéral). Quant à la branche qui descend vers le bas, on voit, en prenant une base de crâne de *Palaeophyllophora* sur laquelle les foramens sont identifiables, que son prolongement aboutit au foramen post-glénoïdien : il s'agit donc de la jugulaire externe à son entrée dans le crâne.

Cette interprétation est confirmée par l'observation de la paroi interne de la cavité cérébrale de *Rhinolophus ferrum equinum*. Elle présente des portions de gouttière qui correspondent aux sinus, la plus nette contourne le rocher : le long du bord latéral du rocher se situe le sinus latéral ; le long du bord antérieur, la gouttière s'engage dans l'os ; la fragilité de l'os, l'étroitesse de l'ouverture ne permettent pas d'engager un fil, mais la direction amorcée montre que cette gouttière conduit au foramen post-glénoïdien. C'est dans cette gouttière que passe la jugulaire externe. On ne voit aucune trace du passage de la jugulaire interne qui, de la sorte, ne peut apparaître sur le moulage, pas plus d'ailleurs que des vaisseaux qui pénétreraient peut-être par le *foramen magnum* dans la cavité cérébrale.



ANNALES DE PALÉONTOLOGIE. — 1956

L'ENCÉPHALE DE L'*HADROPITHECUS*  
LÉMURIEN SUBFOSSILE DE MADAGASCAR

PAR

Jean PIVETEAU

PARIS

MASSON ET C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS

120, Boulevard Saint-Germain, 120





# L'ENCÉPHALE DE L'*HADROPITHECUS* LÉMURIEN SUBFOSSILE DE MADAGASCAR

PAR

Jean PIVETEAU

---

## INTRODUCTION

C'est un lieu commun de la paléontologie que de souligner la tendance des diverses lignées de Mammifères à acquérir, au long de leur histoire, un cerveau de plus en plus développé, témoignage d'un psychisme de plus en plus élevé.

Cette tendance présente une ampleur particulièrement marquée chez les Primates, dont on a pu dire, en comparant leur cerveau perfectionné à leur structure générale demeurée primitive, qu'ils représentent un phylum de pure et directe cérébralisation. Alors que, chez les autres Mammifères, les diverses parties du corps se spécialisaient en même temps que leur psychisme montait, dans les Primates, l'évolution, paraissant négliger tout ce qui n'était pas le cerveau, s'est principalement engagée dans le sens d'une cérébralisation croissante (1).

Voilà ce que nous révèle une observation rapide. En quelle mesure une étude détaillée confirmera-t-elle cette impression première, et comment se présente, d'un point de vue strictement anatomique et phylétique, ce développement cérébral ? Nous avons tenté naguère de répondre à cette question en étudiant un Lémurien disparu de Madagascar, le genre *Archæolemur*. Nous nous proposons ici d'apporter quelques compléments à ces premières recherches, par l'interprétation de l'encéphale d'un autre Lémurien éteint de Madagascar, le genre *Hadropithecus*.

(1) Voir, sur ce point, P. TEILHARD DE CHARDIN, *Le Phénomène humain*, Paris, 1955. — Id., *Le groupe zoologique humain*, Paris, 1956.

REMARQUES SUR LE GENRE *HADROPITHECUS*

Dans le monde étrange des Lémuriens qui s'épanouit à une époque toute récente, dans l'île de Madagascar, l'*Hadropithecus* est assurément l'un des éléments les plus singuliers.

Ce genre fut créé en 1900 par Lorenz von Liburnau d'après une mâchoire incomplète provenant de la grotte d'Andromana, située au sud de Fort-Dauphin (1). Du même gisement, étaient exhumés, l'année suivante, une tête osseuse à peu près complète, des fragments de maxillaire, quelques os des membres. Ces pièces furent également étudiées par Lorenz von Liburnau (2).

Il fallut attendre l'année 1931 pour qu'une nouvelle découverte se produisît. C. Lamberton trouva, dans le gisement de Tsirave, un crâne remarquablement conservé, une portion de mandibule et quelques os des membres ; puis il mit au jour, en 1932, dans le gisement du bas Menarendra, entre autres fragments osseux, un humérus. Il devait donner quelques années après une description d'ensemble de tout ce matériel (3). Ajoutons enfin que la région temporale d'*Hadropithecus* vient de faire l'objet d'une étude approfondie de R. Saban (4).

Par son crâne globuleux, sa face raccourcie et aplatie, son nez bien détaché, ses orbites rapprochées l'une de l'autre (fig. 1), sa symphyse mandibulaire presque verticale, *Hadropithecus* ressemble effectivement à un Singe anthropoïde. L'ébauche d'une cloison osseuse amorçant la séparation de l'orbite et de la fosse temporale souligne cette ressemblance. Mais la région otique conserve une structure typiquement lémuriforme et définit ainsi la position systématique d'*Hadropithecus* : il ne s'achemine nullement vers les formes supérieures de Primates.

Les rangées dentaires convergent d'une manière régulière d'arrière en avant, constituant un museau étroit et pointu, ce qu'exprime l'appellation spécifique de *stenognathus* donnée par Lorenz von Liburnau au Lémurien malgache. Les dents montrent une curieuse convergence, dans le dessin compliqué de la couronne, avec celles de certains rongeurs. Leur abrasion se fait précocement, comme il arrive souvent chez les Herbivores. La morphologie des os des membres indiquerait un habitat arboricole.

L'*Hadropithecus* a présenté, à Madagascar, une assez large répartition. Il paraît avoir vécu aussi bien sur les plaines côtières que dans la région des hauts

(1) LORENZ VON LIBURNAU, Ueber einige Reste ausgestorbene Primaten von Madagascar (*Denksch. der Math. Natur. cl.*, LXX, 1900).

(2) LORENZ VON LIBURNAU, *Hadropithecus stenognathus* Lz, Nebst Bemerkungen zu einigen anderen ausgestorbenen Primaten von Madagascar (*Denksch. der Math. Naturw. cl.*, LXXII, 1901).

(3) LAMBERTON (C.), Contribution à la connaissance de la faune sub-fossile de Madagascar. Note III. Les Hadropithèques (*Bull. Acad. malgache*, nouvelle série, t. XX, 1938).

(4) SABAN (R.), L'os temporal et ses rapports chez les Lémuriens subfossiles de Madagascar (*Mém. de l'Inst. scient. de Madagascar*, série A, t. X, 1956).





Fig 1. — *Hadropithecus stenognathus*, des terrains récents de Madagascar. Crâne vu de face et de profil.  
Gr. nat.

plateaux. La fraîcheur des ossements recueillis et les conditions de gisement suggèrent qu'il a dû persister, au moins dans le pays Bara, jusqu'à une époque récente. Le folklore malgache paraît en évoquer le souvenir.

### L'ENCÉPHALE D'*HADROPITHECUS*

L'encéphale d'*Hadropithecus* n'avait été, jusqu'à maintenant, jamais étudié. M. le professeur J. Millot a bien voulu mettre à ma disposition le magnifique crâne

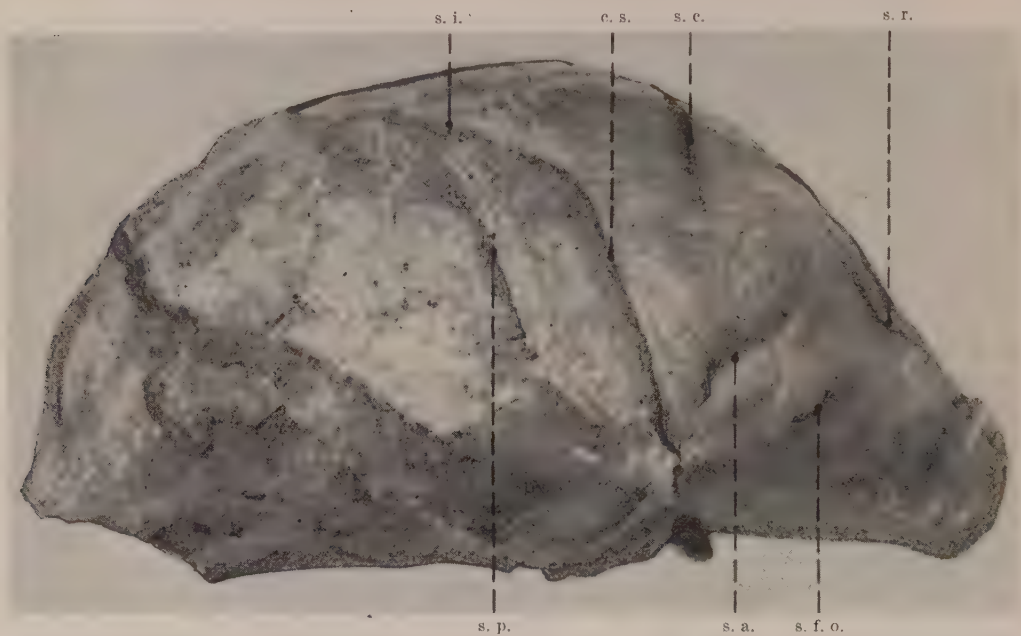


Fig. 2. — *Hadropithecus stenognathus*. Encéphale (moulage endocranien) du crâne précédent, en vue latérale.  $\times 1,5$ .

c. s., scissure de Sylvius; s. a., sillon arqué (*sulcus arcuatus*); s. c., sillon central (*sulcus centralis*); s. i., sillon intrapariétal (*sulcus intraparietalis*); s. f. o., sillon fronto-orbitaire (*sulcus fronto-orbitalis*); s. p., sillon parallèle (*sulcus parallelis*); s. r., sillon droit (*sulcus rectus*).

trouvé par C. Lambertson à Tsirave et qui appartient aux collections de l'Académie malgache. Le moulage endocranien (fig. 2) a été exécuté par le D<sup>r</sup> Fénart, selon le procédé mis au point par cet anatomiste, en collaboration avec le D<sup>r</sup> Delattre.

L'encéphale d'*Hadropithecus* est relativement peu volumineux par rapport à l'ensemble du crâne. La cavité cérébrale se trouve en effet considérablement réduite par le développement d'un énorme sinus frontal. L'encéphale paraît ainsi plus allongé et plus surbaissé que ne le ferait croire la forme générale du crâne. En particulier, il est plus allongé et moins élevé que celui d'*Archaeolemur*. Les hémisphères cérébraux ne masquent pas le cervelet.

## VAISSEAUX

Les vaisseaux qui ont laissé une trace sur le moulage endocranien d'*Hadropithecus* sont de deux sortes : les sinus de la dure-mère et l'artère méningée moyenne.

Le *sinus longitudinal supérieur* et le *sinus latéral* sont bien indiqués ; on suit également le trajet du *sinus pétro-squameux*.

L'*artère méningée moyenne* est représentée par deux branches : l'une qui s'étend au voisinage du *sulcus centralis*, l'autre montant le long du complexe sylvien.

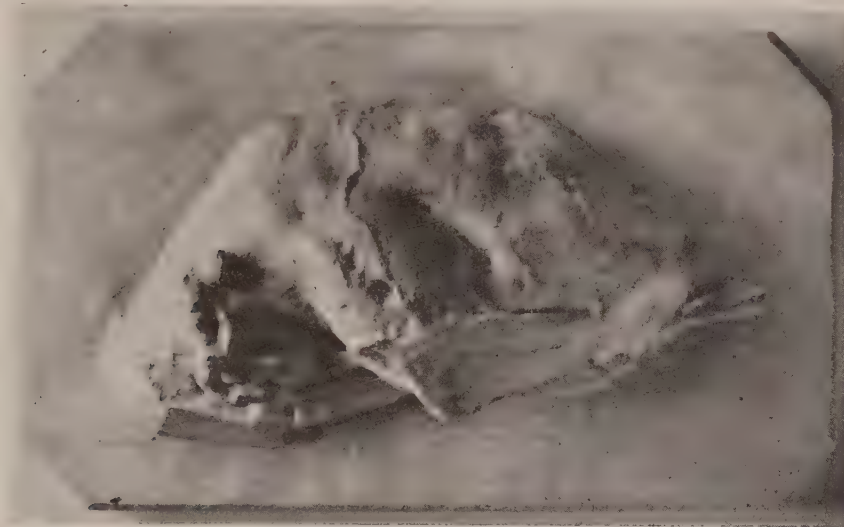


Fig. 3. — *Palaeopropithecus maximus*, des terrains récents de Madagascar. Moulage endocranien montrant le dessin de l'artère méningée moyenne. Gr. nat.

Elles envoient l'une vers l'autre de petits rameaux très subdivisés qui s'entremêlent plus ou moins.

Ce dessin, assez singulier, ne peut être considéré comme caractéristique des Lémuriformes. A vrai dire, nous manquons d'indications sur les formes vivantes, mais un autre Lémurien subfossile de Madagascar, le genre *Palaeopropithecus*, nous montre une disposition bien différente (fig. 3). L'artère méningée moyenne est représentée par un vaisseau d'assez fort calibre ne paraissant pas offrir de ramifications secondaires, et qui monte, en ondulant, de l'extrémité inférieure du sillon parallèle jusqu'au voisinage de la ligne sagittale où il se bifurque.

## TÉLENCÉPHALE

Le moulage endocranien d'*Hadropithecus* ne donne qu'une idée vague de la morphologie du rhinencéphale. La scissure rhinale n'est pas visible, sauf, peut-être,



sur une très faible étendue, à la partie tout à fait antérieure de l'encéphale. Il en est ainsi sur *Archæolemur*. Le lobe piriforme fait une saillie moins prononcée que chez ce dernier et, d'une manière générale, que chez les Lémuriformes actuels.

Les traits essentiels de la fissuration du néopallium apparaissent avec une parfaite netteté (fig. 2). La scissure de Sylvius est indiquée par un sillon profond, vertical sur presque toute sa longueur, et qui s'infléchit vers l'arrière dans sa partie supérieure. Elle se prolonge par le sillon intrapariétal; et la continuité est parfaite-



Fig. 4. — *Hadropithecus stenognathus*. Radiographie du crâne représenté figure 1.

s. i., trace du sillon intrapariétal.

ment établie, tant sur le moulage endocranien que sur la radiographie du crâne (fig. 4).

En arrière de la scissure de Sylvius s'étend le sillon parallèle (*sulcus parallelis*) qui, vers le haut, rejoint celle-ci.

En avant de la scissure de Sylvius, apparaît le sillon central ou sillon de Rolando. Le lobe frontal, dont il marque la limite postérieure, est plus allongé et plus surbaissé que chez *Archæolemur*, mais il offre le même type de fissuration. Un fort bourrelet sourcilier le divise en deux étages. En dessous du bourrelet et au voisinage du pôle antérieur de l'hémisphère cérébral, un sillon, dirigé obliquement, correspond au sillon orbitaire (*sulcus orbitalis*), derrière lequel est un autre sillon homologue du fronto-orbitaire (*fronto-orbitalis*). Au-dessus du bourrelet s'étendent le sillon droit (*sulcus rectus*) et le sillon arqué (*sulcus arcuatus*), bien séparé du précédent.

Tout le dessin de cette région préfrontale ressemble étroitement à celui d'*Archæolemur*.

La distinction entre la région pariétale et la région occipitale n'est point marquée, et le moulage endocranien d'*Hadropithecus* ne montre aucune indication d'incisure pariéto-occipitale. Il est bien évident que, dans un pareil cas, la disposition radiaire des sillons de l'encéphale d'*Hadropithecus* ne peut résulter d'un antagonisme de croissance de l'aire frontale et de l'aire occipitale, celle-ci n'étant pour ainsi dire pas individualisée. Une telle remarque s'applique d'ailleurs à tous les Lémuriens présentant une fissuration radiaire.

### INTERPRÉTATION

Au cours de cette étude de l'encéphale d'*Hadropithecus*, deux dispositions importantes ont été mises en évidence :

- 1° La continuité de la scissure de Sylvius et du sillon intrapariétal ;
- 2° La disjonction du *sulcus rectus* et du *sulcus arcuatus*.

Reprenant une argumentation développée dans un travail antérieur (1), nous allons en discuter la signification.

**Le complexe sylvio=intrapariétal.** — Elliot-Smith, il y a déjà longtemps, et J. Anthony (2), récemment, ont souligné l'importance structurale des rapports de la scissure de Sylvius et du sillon intrapariétal. Ils peuvent offrir, relativement l'un à l'autre, deux dispositions différentes :

1° Ils demeurent indépendants, le sillon intrapariétal se plaçant longitudinalement au-dessus de la scissure de Sylvius.

2° Ils sont en continuité, le sillon intrapariétal prolongeant la scissure de Sylvius. On dit, dans ce cas, qu'il y a formation d'un complexe sylvio-intrapariétal.

A ces deux types de rapport correspondent deux modes d'operculisatation de l'insula :

1° Quand les deux formations sont indépendantes, la première circonvolution arquée (*gyrus arcuatus*) et la branche antérieure de la seconde disparaissent en profondeur : tel est le cas des Lémuriformes, de certains Lorisiformes, de nombreux Platyrrhiniens, des Catarrhiniens et de l'Homme.

2° Quand il y a un complexe sylvio-intrapariétal, il y a en outre involution de la branche antérieure de la troisième circonvolution. Cette disposition s'observe chez un Lorisiforme, le genre *Nycticebus*, et, parmi les Platyrrhiniens, chez les Atélidés.

C'est la première fois, qu'avec *Hadropithecus*, une telle structure est signalée sur

(1) PIVETEAU (JEAN), Recherches sur l'encéphale des Lémuriens disparus (*Annales de Paléontologie*, 1950).

(2) ANTHONY (JEAN), Morphologie externe du cerveau des Singes platyrrhiniens (Paris, *Thèse*, 1947).

un Lémuriforme. Nous allons voir (p. 12) qu'*Archæolemur* présente à peu près certainement, lui aussi, un complexe sylvio-intrapariétal.

Les recherches de J. Anthony ont établi que, chez les Platyrrhiniens, le développement des sillons du néopallium se faisait également selon deux types différents :

a. Dans une série à cerveau globulaire, qui va de *Callicebus* à *Cebus* en passant par *Pithecia*, le sillon intrapariétal reste indépendant de la scissure de Sylvius ;

b. Dans une série à cerveau allongé, qui va d'*Aotes* à *Ateles*, la scissure de Sylvius se continue par le sillon intrapariétal. Il y a formation du complexe sylvio-intrapariétal.

*Hadropithecus* (et *Archæolemur*) offre une structure parallèle aux formes de la seconde série ; les autres Lémuriformes offrent une structure parallèle à celles de la première série.

Une telle ressemblance ne nous paraît pas avoir de valeur génétique ; elle souligne, en l'accentuant, le parallélisme évolutif souvent signalé entre Lémuriens et Platyrrhiniens ; elle nous montre que, sur ces deux lignées, l'évolution de l'encéphale s'est faite de la même manière, a été régie par les mêmes lois.

**Lobule orbitaire.** — Dans ses recherches sur la morphologie externe du cerveau des Platyrrhiniens, J. Anthony a retracé l'évolution du lobule orbitaire de ces Primates. Il convient tout d'abord de résumer ses recherches pour passer à l'interprétation de la région frontale de l'encéphale d'*Hadropithecus*.

L'apparition du sillon fronto-orbitaire, en repoussant le bord sourcilier, amènera, en quelque sorte, la dislocation du *sulcus rectus* proprement dit et un segment postérieur, le *sulcus arcuatus*, s'individualisera. On peut suivre chez les Platyrrhiniens actuels toutes les phases de ce processus. Ainsi, sur certains spécimens de *Lagothrix lagothrix*, le sillon droit et le sillon arqué sont en parfaite continuité ; sur d'autres spécimens de la même espèce, la poussée du sillon fronto-orbitaire tend à interrompre cette continuité ; dans le genre *Ateles*, la séparation entre les deux sillons est complète.

Le fort relief que nous observons, sur *Hadropithecus*, en dessous du sillon arqué, relief en rapport avec le fronto-orbitaire, suggère que l'individualisation du *sulcus arcuatus* s'est faite de la même manière chez le Lémuriforme malgache que chez les Platyrrhiniens sud-américains.

Ce mode de fissuration du lobe frontal se retrouve chez les Cynomorphes, tandis qu'à ce point de vue, un Pongidé, comme le Gibbon, n'atteint pas un stade structural aussi évolué : il n'y a pas, chez lui, un *sulcus arcuatus* indépendant du *sulcus rectus*.



ENCÉPHALE D'UN JEUNE *ARCHÆOLEMUR*

En appendice, et aussi en complément à cette étude de l'encéphale d'*Hadropithecus*, nous décrirons brièvement le moulage endocranien d'un jeune *Archæolemur*.

En 1938, Ch. Lambert (1) figura un crâne jeune d'*Archæolemur majori*, dont il décrit la dentition de lait (fig. 5). La cavité cérébrale globuleuse n'est point réduite par le développement considérable des sinus frontaux que l'on observe chez l'adulte. Elle est formée, presque entièrement, par les os pariétaux. La suture temporale, placée assez bas, offre une allure rectiligne (fig. 5).

La scissure rhinale est bien visible dans sa partie antérieure et le lobe piriforme assez proéminent. La fissuration ne diffère guère de celle de l'encéphale adulte d'*Archæolemur majori* que nous avons décrite naguère (2).

Le sillon central est très marqué, le sillon droit et le sillon arqué bien distincts. La netteté du mou-



Fig. 5. — *Archæolemur majori*, des terrains récents de Madagascar. Crâne d'un individu jeune, vu de profil et par la face palatine. Gr. nat.

(1) LAMBERTON (Ch.), Dentition de lait de quelques Lémuriens subfossiles malgaches. *Mammalia*, 1937.

(2) PIVETEAU (J.), Recherches sur l'encéphale des Lémuriens disparus (*Annales de Paléontologie*, 1950).

lage endocranien permet d'affirmer que, chez *Archæolemur*, comme chez *Hadropithecus*, la scissure de Sylvius se prolonge directement par le sillon intrapariétal; ce genre présente donc, lui aussi, un complexe sylvio-intrapariétal et, peut-on penser, le mode d'operculisisation correspondant (fig. 6).

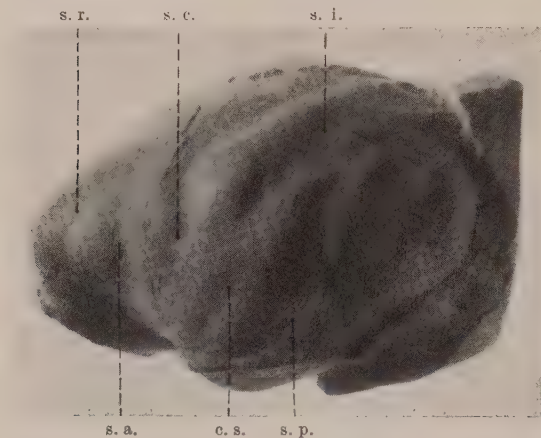


Fig. 6. — *Archæolemus majori*. Moulage endocranien du crâne précédent. Gr. nat.

c. s., scissure de Sylvius; s. a., sillon arqué; s. c., sillon central; s. i., sillon intrapariétal; s. p., sillon parallèle; s. r., sillon droit.

## CONCLUSION

Nous voyons ainsi se manifester, dans le groupe des Lémuriformes, une tendance à la cérébralisation, à l'acquisition d'un plus grand cerveau. Toutefois la complication porte essentiellement sur la région frontale, mais il n'apparaît pas, dans ces Prosimiens, de lobe occipital véritable. Nous retrouvons là une des caractéristiques fondamentales de l'évolution de la région céphalique des Primates : la région

frontale se transforme assez rapidement et atteint chez les Pongidés sinon l'aspect, mais tout au moins l'expansion qu'elle a chez l'homme.

Dans l'évolution générale de l'encéphale, c'est la zone occipitale qui se développe la dernière; nous ne la voyons pas véritablement individualisée sur un cerveau, pourtant très évolué, de Lémuriforme; les formes actuelles de Platyrrhiniens nous permettent de concevoir toutes les phases de sa genèse; nous montrerons prochainement qu'elle est réalisée, dans sa structure moderne, chez un Cynomorphe du Pontien.

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE  
DE L'OS TEMPORAL DE *SCELIDOTHERIUM* OWEN

PAR

C. GUTH

PARIS

MASSON ET C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS  
120, Boulevard Saint-Germain, 120





# CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE L'OS TEMPORAL DE *SCELIDOTHERIUM* OWEN

PAR

C. GUTH

---

## INTRODUCTION

Au cours de l'étude du temporal des Édentés que j'ai entreprise sous la direction de M. le professeur J. Piveteau, j'ai été amené à examiner quelques crânes d'Édentés fossiles de la Galerie de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, que M. le professeur C. Arambourg, directeur du Laboratoire, a eu l'amabilité de mettre à ma disposition. Dans le cadre de mon travail, les échantillons de *Scelidotherium* me semblaient particulièrement intéressants. L'examen détaillé de ces pièces que j'ai pu dégager partiellement de leur gangue m'a permis de faire des constatations qui me paraissent apporter quelques précisions à ce qui a déjà été publié à leur sujet.

J'ai effectué ces recherches au Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum, dirigé par M. le professeur J. Millot, que je suis heureux de remercier de son bienveillant accueil. Au Dr J. Anthony, assistant au Laboratoire d'Anatomie comparée, qui, avec une obligeante sollicitude, m'a constamment aidé et dirigé dans mon travail, j'exprime ma profonde gratitude.

### *Matériel.*

Cinq crânes de la Galerie de Paléontologie du Muséum ; dont 3 utilisables pour une étude de la région temporale.

CRANE A. *Scelidotherium leptcephalum* Owen 1840, partie postérieure du crâne.

Niveau : Pampéen.

Localité : République Argentine.

Collection Seguin : Montage 545.

CRANE B. *Scelidotherium leptcephalum* Owen.

Tête osseuse.

Fig. Blainville Ostéographie.

*Megatherium*, Pl. I, fig. 20-20'.

Gervais 1855, Pl. XI, fig. 1-1 a.

Niveau : Pampéen.

Localité : Environ Buenos Aires.

Collection Dupotet (d'après Blainville).

CRANE C. *Scelidotherium* (1) (*Catonyx*) *cuvieri* (Lund, 1839), partie postérieure de l'hémicrâne gauche.

Fig. Blainville Ostéographie.

*Megatherium*, Pl. I, fig. 21.

Niveau : Pléistocène.

Localité : Cavernes du Brésil.

Collection Claussen A. C. 7293.

(1) *Scelidotherium* ou *Scelidodon* selon les auteurs. Voir à ce sujet la note de Hoffstetter R. concernant la classification des Gravirades du Brésil (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, 1954).



## DESCRIPTION

Dans son ensemble, le crâne de *Scelidothorium* est remarquable à la fois par son étirement en longueur et par la possession d'une crête occipitale transverse particulièrement accentuée.

Pièce essentielle de l'arrière-crâne, le temporal, avec ses trois parties constituant, squamosal, rocher, tympanal, subit l'influence de ces deux propriétés. Son bord supérieur, qui est le bord supérieur du squamosal, s'articule avec le pariétal en arrière et le frontal en avant, suivant une direction à peu près horizontale. Le tracé de sa limite inférieure montre, au contraire, une grande irrégularité. En avant, depuis l'extrémité antérieure du temporal jusqu'au bord antérieur de la caisse du tympan, il suit les sutures squamoso-alisphénoïdale, puis squamoso-ptérygoïdienne. Plus en arrière, il longe le domaine du rocher, contre lequel se place l'exoccipital pourvu d'un processus paroccipital très développé. A partir de celui-ci, et vers le haut, les sutures pétro-exoccipitale et pétro-supraoccipitale représentent la limite postérieure du temporal. Côté le rocher, une longue et large lame verticale, l'entotympanique, s'étend du processus paroccipital au ptérygoïde. Entre l'entotympanique et le squamosal se place en pont le tympanal, paroi externe de la caisse du tympan; dans la paroi postérieure de celle-ci est inclus, entre le rocher et l'entotympanique, le tympanohyal, sur lequel s'appuie le stylohyal de l'arc hyoïdien.

Les deux crânes A et B, bien qu'incomplets, permettent une bonne étude de l'os temporal et de ses rapports exocraniens, car ils réunissent à eux deux les éléments d'une reconstitution complète. Compte tenu des faibles variations de l'un à l'autre, ils donnent une image précise de la forme, de l'étendue et du modelé des différentes pièces de la région postérieure du crâne. Une réserve doit être faite au sujet du tympanal; il ne figure que sur le côté droit du crâne A, et encore seulement par sa moitié antérieure. Mais l'examen attentif des quatre caisses tympaniques montre tout au moins sa ligne d'articulation avec l'entotympanique, le rocher, le tympanohyal et le squamosal.

Enfin, l'hémicrâne C donne une idée de la morphologie endocranienne du temporal et de ses rapports à ce niveau.

## I. — Crâne A.

**1<sup>o</sup> Temporal droit.** — Je décrirai les trois pièces du temporal : squamosal, tympanal et rocher (fig. 1 et 2). L'entotympanique, cette acquisition des Mammifères, et le tympanohyal issu du cartilage de Reichert seront également envisagés. Sur l'adulte, leur étude me paraît, en effet, inséparable de celle du temporal.

**SQUAMOSAL.** — De forme triangulaire et occupant, depuis la pointe antérieure, plus de la moitié de la surface externe du temporal, il est divisé en deux régions par une puissante apophyse zygomatique dont la racine antérieure ou transverse supporte une large cavité glénoïde à peine excavée, tandis que la racine longitudinale ou postérieure s'étend, en haut vers la crête occipitale et en bas vers l'apophyse mastoïdienne, en surplombant la caisse tympanique.

La région sus-jacente à l'apophyse zygomatique ou écaille proprement dite, très allongée et légèrement concave en dehors sur toute sa longueur, entre en contact avec le pariétal et le frontal. Elle est lisse et forme avec la face supérieure des racines de l'apophyse zygomatique une gouttière, s'élevant et se rétrécissant d'avant en arrière pour venir se terminer sur le bord antérieur de la crête occipitale. La région sous-jacente continue directement l'écaille au-devant de l'apophyse zygomatique. Là, elle est en contact, en avant avec l'alisphénoïde, en arrière avec le ptérygoïde, sur lequel elle envoie une lame verticale ; par cette lame, elle forme le contour supérieur et postérieur du trou ovale limité en avant par l'alisphénoïde et en bas par le ptérygoïde. C'est immédiatement au-dessus du trou ovale que le squamosal s'excave en une large cavité glénoïde. En arrière de celle-ci existent des saillies longitudinales assez nettement disposées en éventail ouvert vers l'avant, où elles s'estompent sur le bord postérieur de la cavité glénoïde. Le plus interne et aussi le plus net des sillons placés entre ces saillies conduit en arrière à la scissure de Glaser.

La région de la caisse tympanique est à tel point encombrée par la gangue, que son interprétation rigoureuse est impossible.

L'extrémité postérieure du bord inférieur du squamosal en contact avec le rocher forme une petite saillie légèrement concave à son sommet ; il s'agit sans aucun doute de la surface d'articulation pour la branche postérieure de l'anneau tympanique. La limite entre le squamosal et le rocher est indiquée par une dépression bien nette le long de la racine postérieure de l'apophyse zygomatique.

**TYMPANAL.** — Seule la moitié antérieure du tympanal est présente ici. Sa forme rappelle un fragment de couronne légèrement bombée vers l'extérieur. Sa face externe est parfaitement lisse. Sa face interne porte encore nettement le sillon tympanique. Le bord supérieur est éversé en un fin bourrelet régulier et lisse. La

scissure de Glaser est reconnaissable dans sa partie supérieure. A ce niveau, la branche antérieure du tympanal se divise en deux bras, soudés par leur extrémité au squamosal, et ménageant entre eux un orifice par lequel devait passer la corde du tympan. Autour de l'orifice, le tympanal présente un bourrelet identique à celui du bord supérieur. Par son bord inférieur, le tympanal se fixe à la face externe de l'entotympanique, le long d'une crête longitudinale qui partage celle-ci en deux plans se coupant suivant un angle de 100-120°. A partir de l'extrémité inférieure de la scissure de Glaser et vers l'arrière, la ligne d'articulation est facile à repérer, puisque la moitié antérieure de l'anneau tympanique existe. Pour la partie absente de celui-ci, elle s'entrevoit par l'empreinte qu'elle a laissée sur les pièces adjacentes. On voit ainsi que, pour l'ensemble de ce parcours, elle longe d'abord la crête de l'entotympanique, puis se relève en arrière de la caisse du tympan pour passer sur le rocher et sur le tympanohyal ; elle aboutit enfin sur le squamosal, à la petite surface articulaire destinée à l'extrémité de la branche postérieure du tympanal.

ENTOTYMPANIQUE. — Fortement développé et de forme complexe, il s'étend, comme je l'ai dit plus haut, du processus paroccipital jusqu'au ptérygoïde, sur le bord ventral duquel il s'étale largement. Dans son ensemble, il se présente comme une épaisse lame verticale, aplatie en avant, et formant avec le plan de symétrie du crâne un angle de 25° ouvert en arrière. La partie postérieure, incomplète du côté ventral, s'élargit vers l'arrière et s'unit au processus paroccipital, au rocher et au tympanohyal. Par sa face interne, l'entotympanique est en contact, dans sa moitié postérieure, avec le basioccipital, dans sa moitié antérieure, avec le basiphénoïde et le ptérygoïde. Le bord ventral très élargi est creusé dans sa partie moyenne d'une profonde gouttière longitudinale (*sulcus caroticus*) qui se redresse à ses deux extrémités pour aboutir en arrière au foramen de la jugulaire interne et en avant à un orifice contenu dans l'entotympanique. Cet orifice (*foramen caroticum posterius* de Van der Klaauw) livrait, sans aucun doute, passage à la carotide interne, comme c'est actuellement le cas chez *Bradypus*. Au-devant de lui, l'entotympanique s'étale bien en avant sur la base du ptérygoïde en une plage triangulaire à sommet antérieur, convexe en bas, lisse, et portant ventralement vers son milieu un petit mamelon. Le versant externe de cette plage monte en pente douce en dehors et en arrière, vers la caisse tympanique. C'est sur ce versant que devait être placée la trompe d'Eustache. Le versant interne, au contraire, est abrupt. Par son point le plus interne, au niveau de la suture entre ptérygoïde et basiphénoïde, il limite avec ceux-ci l'orifice de sortie du nerf vidien. Le nerf s'engageait certainement ensuite dans la gouttière qui le prolonge vers l'avant, pour se rendre au ganglion sphéno-palatin. C'est tout au moins le trajet que suit ce nerf sur les *Bradypes* actuels, ainsi que la dissection d'un spécimen me l'a clairement montré.

Au niveau de la caisse tympanique, la face externe de l'entotympanique est



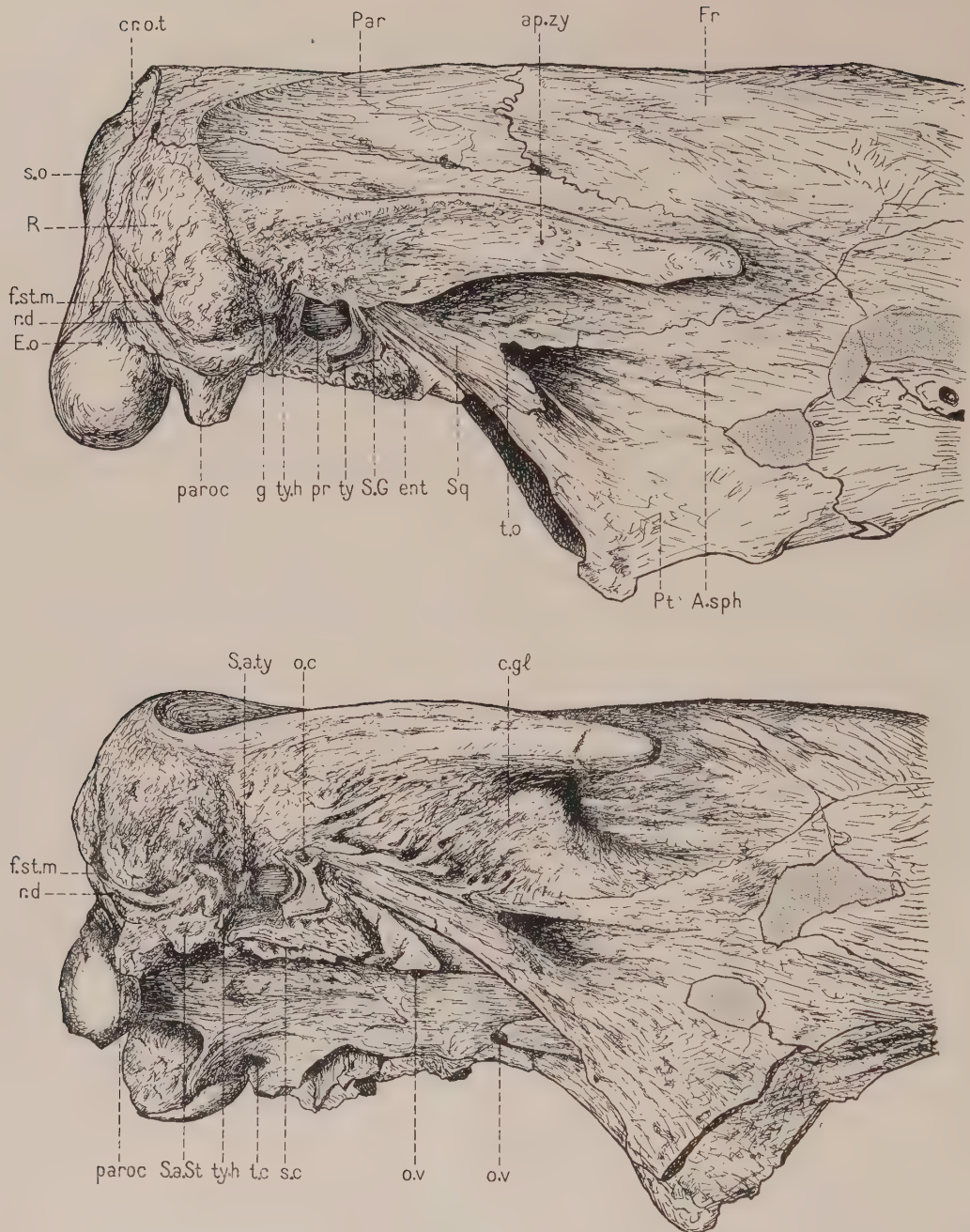


Fig. 1. — *Scelidotherium leptcephalum*. Crâne A. En haut, vue latérale droite. En bas, vue ventro-latérale droite. Gr. nat.  $\times 0,5$ .

ap. zy., apophyse zygomatique ; A. sph., alisphénoïde ; c. gl., cavité glénoïde ; cr. o. t., crête occipitale transverse ; ent., entotympanique ; E. o., exoccipital ; Fr., frontal ; f. st. m., trou stylo-mastoidien ; g., gouttière de la troisième portion de l'aqueduc de Fallope ; o. c., orifice de sortie de la corde du tympan ; o. v., orifice de sortie du nerf vidien ; Par., pariétal ; paroc., processus paroccipital ; pr., promontoire ; Pt., ptérygoïde ; R., rocher ; r. d., rainure digastrique ; S. a. St., surface articulaire pour le stylohyal ; S. a. ty., surface articulaire pour la branche postérieure du tympanal ; s. c., sulcus caroticus ; S. G., scissure de Glaser ; S. o., supra-occipital ; Sq., squamosal ; t. c., trou condylien ; t. o., trou ovale ; ty., tympanal ; ty. h., tympanohyal.

divisée en deux plans par la crête longitudinale dont j'ai parlé plus haut : un plan supérieur concave en dehors et à peu près perpendiculaire au promontoire ; son bord inférieur donne appui au tympanal ; un plan inférieur incliné sur le premier

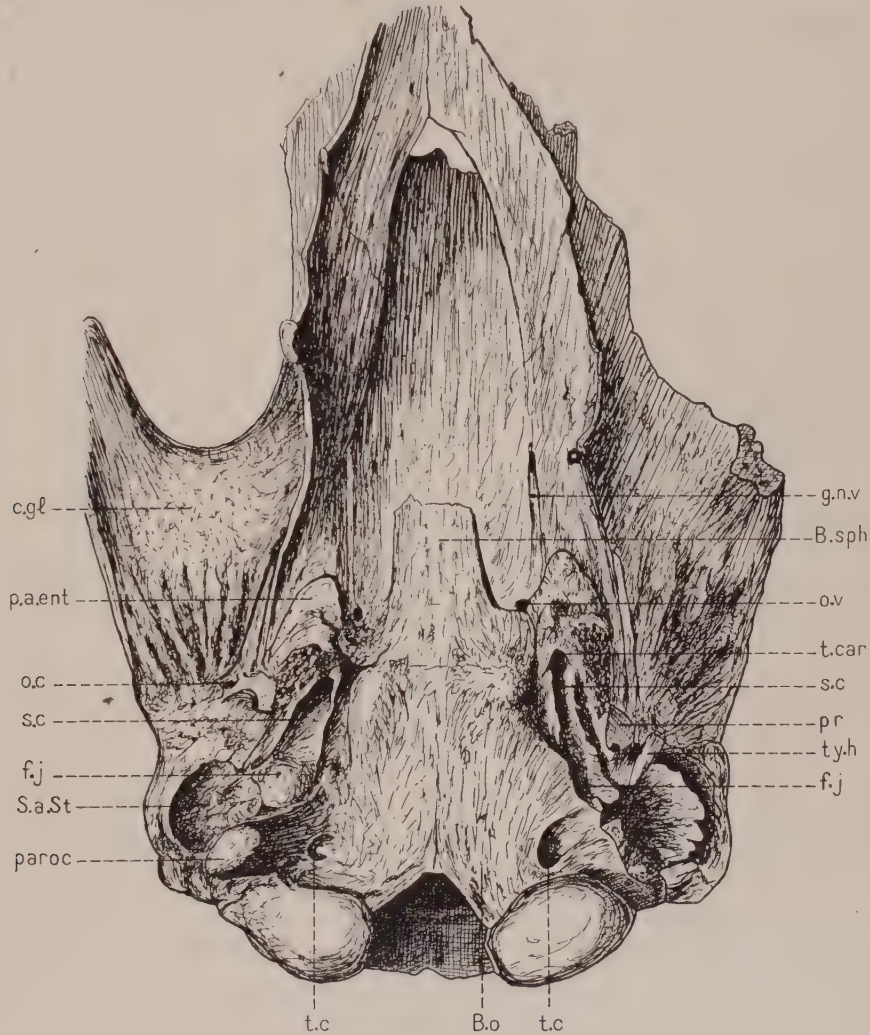


Fig. 2. — *Scolidotherium leptcephalum*. Crâne A. Vue ventrale. Gr. nat.  $\times 0,5$ .

*B. o.*, basioccipital ; *B. sph.*, basisphénoïde ; *f. j.*, foramen de la jugulaire interne ; *g. n. v.*, gouttière du nerf vidien ; *p. a. ent.*, partie antérieure de l'entotympanique ; *t. car.*, trou carotidien ; pour la signification des autres lettres, se reporter à la figure 1.

suisant un angle nettement supérieur à l'angle droit ; ce plan inférieur, rugueux, a en gros la forme d'un triangle à pointe postérieure.

**TYMPANOHYAL.** — Il est ici mal conservé. Sa partie supérieure disparaît dans la gangue qui recouvre la partie postérieure de la cavité tympanique. Seule son



extrémité inférieure est nettement visible, bien que très altérée. Partiellement incluse dans le rocher et placée contre la paroi externe de l'extrémité postérieure de l'entotympanique, l'altération l'a réduite à une pièce cylindrique sensiblement verticale, à extrémité inférieure émoussée.

**ROCHER.** — Je décrirai avant tout la région mastoïdienne, car le fond de la caisse du tympan ne présente avec netteté que le promontoire. La région mastoïdienne est la partie du temporal en contact avec le supra-occipital et l'exoccipital. Sur sa face postérieure elle porte une large rainure digastrique. Sur chaque bord de celle-ci court un petit sillon. Le sillon interne indique la limite entre rocher et exoccipital qui présente là son processus paroccipital. Le sillon externe contient le foramen stylo-mastoïdien donnant accès à la troisième portion de l'aqueduc de Fallope. Dans sa partie inféro-interne, il longe en dehors la base d'une sorte d'apophyse qui s'évase en une surface concave entre l'entotympanique et la rainure digastrique. Le tympanohyal est en partie inclus dans la région antérieure de cette apophyse.

**2° Temporal gauche.** — Au squamosal en bon état, manque cependant l'extrémité antérieure de l'apophyse zygomatique. Le tympanal est absent. L'entotympanique montre un bord ventral moins incomplet que sur le côté droit. Son extrémité postérieure se termine brusquement en arrière par une surface verticale effritée par laquelle elle se soudait au processus paroccipital, dont il ne reste plus que la base. Le foramen de la jugulaire interne est particulièrement net.

Le tympanohyal, bien qu'endommagé, est identifiable dans toute son étendue. Sa partie supérieure aplatie se place contre le bord inférieur du squamosal, exactement au niveau de la surface d'articulation par laquelle celui-ci supporte la branche postérieure du tympanal. Derrière le tympanohyal et vers le milieu de celui-ci se trouve un orifice obstrué vers l'intérieur par la gangue. Cet orifice se continue vers l'extérieur et vers l'arrière par une gouttière qui se resserre, devient imprécise, puis se prolonge par le sillon longeant le bord externe de la rainure digastrique, sillon dans lequel se trouve, je l'ai déjà indiqué, le foramen stylo-mastoïdien. La cavité tympanique et le promontoire sont parfaitement apparents, les deux fenêtres et le sinus épitympanique facilement localisables, bien qu'incomplètement dégagés.

## II. — Crâne B.

**1° Temporal droit.** — Le squamosal, très incomplet à l'avant, est bien conservé dans sa région postérieure (fig. 3). Le sinus épitympanique a pu être complètement dégagé, ainsi que les deux fenêtres ovale et ronde, et la troisième portion de



l'aqueduc de Fallope. Le tympanal manque. De même le ptérygoïde. La partie antérieure de l'entotympanique fait défaut jusqu'au trou carotidien. Sa partie moyenne est complète. Son extrémité postérieure ainsi que la paroi antérieure du processus paroccipital qui lui fait face sont détériorés, ce qui laisse entre elles un vide s'étendant jusqu'au foramen de la jugulaire interne. Celui-ci a pu être dégagé, ainsi que le trou condylien qui lui est légèrement postérieur et interne.

**TYMPANOHYAL.** — On peut ici décrire sa forme exacte, car il est entier et ses limites sont parfaitement localisables (fig. 3). Il a en gros l'aspect d'un cylindre presque vertical un peu aplati dans son ensemble. Son extrémité inférieure se trouve partiellement incluse dans la partie antérieure de cette sorte d'apophyse formée par la région mastoïdienne et dont la surface distale concave est ici en continuité parfaite avec celle du tympanohyal. Il est évident que la concavité entière représente la surface d'attache du stylohyal, dont l'articulation avec le crâne ne se fait donc pas uniquement avec le tympanohyal, comme c'est la règle générale, mais s'étend largement derrière celui-ci sur le rocher. L'extrémité inférieure du tympanohyal est aussi en contact, par sa surface postéro-interne verticale, avec la partie postérieure de l'entotympanique qui la contourne vers l'arrière pour s'articuler avec le rocher. L'extrémité supérieure aplatie est intacte. Le contact entre tympanal et tympanohyal y est nettement indiqué par une petite plage lisse sous-jacente à l'articulation tympano-squamosale. La partie moyenne du tympanohyal porte sur sa face postérieure une courte gouttière transversale qui, avec celle creusée dans la région adjacente du rocher, forme un court canal appartenant à l'aqueduc de Fallope.

Le rocher est ici particulièrement intéressant, car il permet de situer sans équivoque la deuxième et la troisième portion de l'aqueduc de Fallope contenant le nerf facial. La deuxième portion de l'aqueduc apparaît entre la fenêtre ovale et la crête intacte du facial sous forme d'une fine gouttière ; la troisième portion débute sous le tympanohyal. C'est d'abord une gouttière se fermant rapidement en un canal qui traverse l'apophyse mastoïde et s'ouvre en arrière dans la région supérieure de la rainure digastrique par un orifice qui est indiscutablement le trou stylo-mastoïdien. En bas et en dedans de ce trou s'en trouve un second donnant accès à un petit conduit qui se jette dans l'aqueduc de Fallope. Sans doute s'agit-il du passage d'un rameau de l'artère auriculaire postérieure et qui devait suivre vers l'intérieur le trajet du facial. Au fond de la caisse tympanique, le promontoire et les fenêtres ovale et ronde sont parfaitement conservés. La surface lisse du promontoire ne montre pas de sillon important. Il n'y avait sans doute pas d'artère stapédienne, comme c'est aussi le cas chez les *Bradypes* actuels, puisque la carotide interne reste en dehors de la caisse du tympan. Les très fins sillons qui courent sur le promontoire, et dont le trajet est partiellement

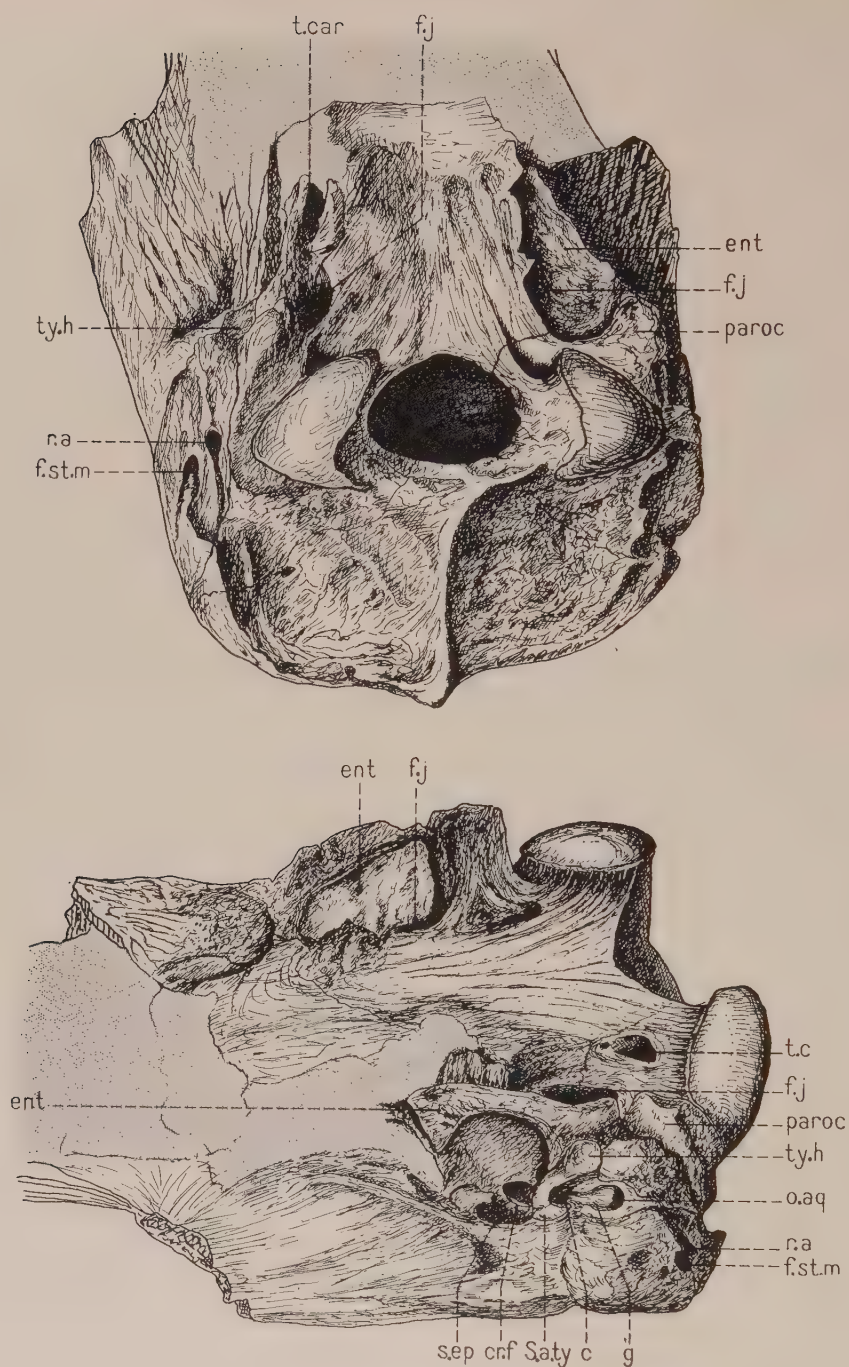


Fig. 3. — *Scelidotherium leptcephalum*. Crâne B. En haut : vue ventro-postérieure. En bas : vue ventro-latérale droite.  
Gr. nat.  $\times 0,5$ .

*c.*, coude entre la deuxième et la troisième portion de l'aqueduc de Fallope ; *cr. f.*, crête du facial au-dessus de la fenêtre ovale ; *o. aq.*, orifice du canal terminal de l'aqueduc de Fallope ; *r. a.*, rameau de l'artère auriculaire postérieure ; *s. ep.*, sinus épitympanique ; pour la signification des autres lettres se reporter aux figures précédentes.



visible, correspondent évidemment au cours du nerf de Jacobson et de ses ramifications.

Au-dessus de la crête du facial se trouve le sinus épitympanique.

**2<sup>o</sup> Temporal gauche.** — Les dommages subis sont à peu de chose près les mêmes que ceux que nous avons signalés pour le temporal droit (fig. 4). Le ptérygoïde, la partie antérieure de l'entotympanique et celle du squamosal manquent. Du très large bord ventral de l'entotympanique, seule la partie externe subsiste. Mieux conservée que sur les autres pièces elle s'aligne sur le niveau de l'extrémité distale du processus occipital. Elle en reste séparée par une cassure peu profonde. La fente qui les sépare s'arrête rapidement vers le haut, respectant la suture entre la racine du processus paroccipital et le corps de l'entotympanique. En avant de la cavité tympanique, le plan supérieur de la face externe de l'entotympanique porte une gouttière assez large qui, selon toute vraisemblance,

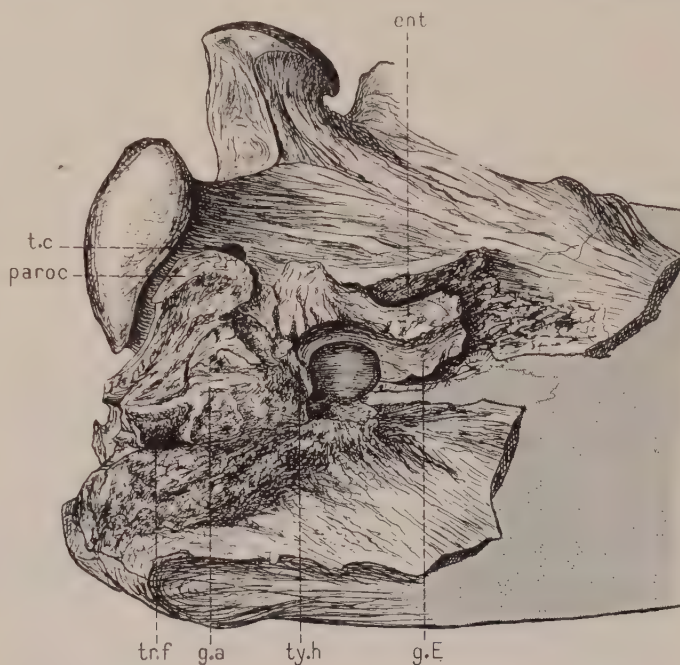


Fig. 4. — *Scolidotherium leptcephalum*. Crâne B. Vue ventro-latérale gauche. Gr. nat.  $\times 0,5$ .

*g. a.*, gouttière représentant la troisième portion de l'aqueduc de Fallope sur le plan de fracture du rocher ; *g. E.*, gouttière de la trompe d'Eustache ; *tr. f.*, trou au niveau de la fracture horizontale du rocher. Pour la signification des autres lettres se reporter aux figures précédentes.

devait contenir la trompe d'Eustache. Le tympanohyal est presque aussi complet que du côté droit. La surface d'appui pour le stylohyal aussi nette. Le petit canal entre tympanohyal et rocher est en partie encombré par la gangue. La troisième portion de l'aqueduc de Fallope qui le prolonge peut être suivie jusqu'au point où elle reçoit le canal contenant la ramification de l'artère auriculaire postérieure. Elle est sur ce parcours complètement à nu par suite d'une fracture du rocher parallèle au plan de symétrie. La fracture intéresse l'aqueduc dans sa portion canalisée, qui est donc transformée en gouttière. Depuis son point de jonction avec le canal de l'artère issue de l'auriculaire, et vers l'arrière, l'aqueduc a disparu, ainsi que le trou stylo-mastoïdien, et la partie tout à fait postérieure de la gouttière correspond au conduit artériel. Un peu au-dessus existe un trou



profond dirigé vers le haut et placé au niveau d'une seconde fracture du rocher, mais sensiblement horizontale. Entre ce trou et le canal artériel qui conduit dans l'aqueduc de Fallope, le plan de fracture du rocher présente une légère gouttière à paroi lisse. Cette gouttière et le trou profond auquel elle semble conduire sont-ils des vestiges d'un canal sanguin, ou sont-ils accidentels? L'état du crâne ne permet pas de trancher.

### III. — Crâne C (partie postérieure de l'hémicrâne gauche).

1° **Face externe.** — La minéralisation profonde de cette pièce a presque effacé toutes les sutures et ne permet pas une étude détaillée (fig. 5).

Le squamosal, dont la partie antérieure manque, ainsi que celle de son apophyse zygomatique, présente l'allure générale, mise en évidence sur les crânes A et B.

Notons cependant qu'ici l'apophyse zygomatique est beaucoup plus mince.

La caisse tympanique présente au fond le promontoire bien dégagé ; mais les fenêtres ovale et ronde et le sinus épitympanique sont presque complètement envahis par la gangue. Il n'y a plus aucune trace du tympanal. Le tympanohyal est à peine identifiable. Le bord ventral de la partie postérieure de l'entotympanique est complet et s'articule parfaitement

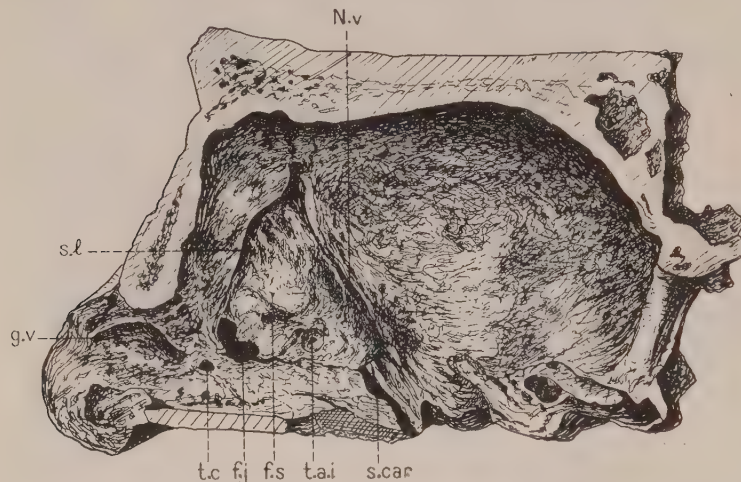


Fig. 5. — *Scelidothierium cuvieri*. Crâne C. Vue endocranienne gauche. Gr. nat.  $\times 0,5$ .

f. j., foramen de la jugulaire interne ; f. s., fossa subarcuata ; g. v., gouttière pour la veine se rendant au foramen de la jugulaire interne ; N. v., sillon pour le nerf vidien ; s. car., sillon pour la carotide interne ; s. l., sinus latéral ; t. a. i., trou auditif interne ; t. c., trou condylien.

avec le processus paroccipital qui, mince et aplati longitudinalement, le continue vers l'arrière. La suture entre ces deux pièces est visible surtout du côté interne, où elle aboutit au foramen de la jugulaire interne. La partie antérieure de l'entotympanique ne peut être interprétée que par comparaison avec les autres crânes. L'orifice de la carotide interne est simplement représenté par une petite excavation.

2° **Face interne.** — Les limites des divers composants du temporal sont là aussi difficiles à préciser que sur la face externe (fig. 5). Comme le montre la figure,

seul le rocher peut être situé avec netteté. Le trou auditif interne et la *fossa subarcuata* sont bien apparents, ainsi que le sinus latéral aboutissant au foramen de la jugulaire interne. De même l'entrée dans le crâne de la carotide interne sous la pointe antéroventrale du rocher. Sur la face interne du condyle occipital chemine une gouttière longitudinale aboutissant en avant à un orifice qui semble l'entrée d'un court canal dirigé vers le foramen de la jugulaire. Je signalerai que cette gouttière est bien visible aussi sur le crâne B, dont les parois internes ont pu être un peu dégagées à partir du trou occipital.

### INTERPRÉTATION

La présente étude apporte à la connaissance de la région postérieure du crâne de *Scelidotherium leptcephalum* plusieurs précisions qui m'ont paru intéressantes à signaler.

Ce qui est connu à ce sujet, depuis Owen qui a créé l'espèce, a été rassemblé par C. J. Van der Klaauw (1931) dans un mémoire où il décrit la région temporale des *Mylodontinæ*. Les autres auteurs dont les observations ont pu, grâce au bon état du matériel étudié, porter sur la région postérieure du crâne de *Scelidotherium leptcephalum* sont également signalés dans la bibliographie.

En 1930, Van der Klaauw a publié une étude concernant un crâne de *Scelidotherium leptcephalum* Owen de la Galerie de Paléontologie du Muséum d'Histoire Naturelle à Paris. D'après la description qu'il en a faite, il s'agit sans aucun doute du crâne que j'ai désigné sous le nom de crâne B. Je l'ai débarrassé autant que cela pouvait se faire, de sa gangue ; ceci m'a permis de reconnaître des détails qui avaient échappé à Van der Klaauw, en particulier le trajet de la troisième portion de l'aqueduc de Fallope et les limites du tympanohyal. Le crâne A, plus complet, a permis de préciser les dimensions exactes de l'entotympanique et surtout la forme et l'étendue de sa partie antérieure dont Van der Klaauw a dit, en 1931, qu'aucun des crânes étudiés ne la possède intacte.

Mes observations sur les Bradypes actuels m'ont aidé à interpréter, avec beaucoup de vraisemblance, la petite gouttière à la face interne du ptérygoïde.

**Tympanal.** — De la description que j'ai donnée de la partie antérieure du tympanal seule présente (crâne A) il faut retenir : d'une part, la forme générale de cet os, reconstituée par le prolongement des bords supérieur et inférieur du fragment conservé ; d'autre part, l'existence au niveau de la partie supérieure de la scissure de Glaser d'une échancrure en demi-cercle à bord replié, lisse et d'une netteté parfaite. Il s'agit évidemment de l'orifice de sortie de la corde du tympan, dont le trajet, en cet endroit, peut donc être situé avec précision.

ENTOTYMPANIQUE. — Il a été amplement décrit par Van der Klaauw en 1931, dans son étude du crâne des *Mylodontinæ*. L'auteur y examine plusieurs espèces de *Scelidotherium* et donne un schéma type de l'entotympanique pour le genre. D'après ce schéma, la gouttière de la carotide interne, qui se trouve sur le bord ventral de l'entotympanique, aboutit en avant du trou déchiré antérieur. Cependant l'étude du crâne de *Scelidotherium chilense* Lydekker l'a conduit à admettre, pour cette espèce, l'existence d'un *foramen caroticum posterius* qu'il ne reconnaît pas à l'espèce *Sc. leptcephalum* (1). Ces observations amènent Van der Klaauw à conclure à une très grande variation morphologique de l'entotympanique (2). En ce qui concerne plus spécialement le *foramen caroticum posterius*, il hésite à attribuer à son existence plus qu'une valeur individuelle (3). L'étude du crâne A me permet d'affirmer que, pour l'espèce *Sc. leptcephalum*, le *sulcus caroticus* qui court à la face inférieure de l'entotympanique aboutit vers l'avant à un orifice entièrement contenu dans cette pièce osseuse. La carotide interne s'y engageait et pénétrait dans la cavité crânienne par le trou déchiré antérieur, placé plus haut, et recouvert par la partie antérieure de l'entotympanique. Cette partie antérieure est sur ce même crâne A absolument complète. Il s'agit de cette lame horizontale, triangulaire, un peu bombée vers le bas, portant un petit mamelon et s'étendant sur la partie postérieure du ptérygoïde. Elle s'y applique en relief, ce qui ne laisse aucun doute, quant à ses limites qui sont placées beaucoup plus en avant que ne l'indiquent les figures de Van der Klaauw. *Scelidotherium leptcephalum*, comme *Scelidotherium chilense*, n'est donc pas, lui non plus, conforme au schéma type de cet auteur. On peut se demander s'il n'en va pas de même de toutes les espèces de *Scelidotherium* et si les variations de l'entotympanique dont parle Van der Klaauw sont vraiment d'importance. Un examen comparatif de tous les spécimens actuellement connus permettrait peut-être de répondre à cette question.

TYMPANOHYAL. — Il se voit sur les deux côtés des crânes A et B. Fortement altéré et réduit à une pointe émoussée sur le crâne A, il est au contraire bien conservé sur le crâne B. La forme, l'étendue et les limites du tympanohyal peuvent être précisées surtout sur le côté droit, que j'ai pu largement dégager de sa gangue. J'ai délimité avec certitude sa surface ventrale incluse dans la surface d'appui beaucoup plus large du stylohyal. Son extrémité supérieure s'étend avec netteté entre la crête du facial bien visible et le bord inférieur du squamosal qui porte

(1) Cf. VAN DER KLAUW, 1930, p. 85 : « il n'y a pas de *foramen caroticum posterius* » ; 1931, p. 632 : « Thus there is no *foramen caroticus posterius* ».

(2) Cf. VAN DER KLAUW, 1931, p. 646 : « We may conclude from my own investigations and from the critical review of the literature that there is a very large variety in the form and characters of the entotympanic. »

(3) Cf. VAN DER KLAUW, 1931, p. 647 : « Too few specimens are investigated to decide whether these differences have more than individual value, as the presence or absence of a *foramen caroticum posterius* has, for which reason this character is not mentioned here. »



distinctement la surface d'articulation pour la branche postérieure du tympanal. La partie moyenne est d'autant plus apparente que le petit canal qui représente le coude entre la deuxième et la troisième portion de l'aqueduc de Fallope la sépare du rocher.

ROCHER. — Son excellent état de conservation sur le côté droit du crâne B m'a permis de situer, sans équivoque, le trajet exact de la troisième portion de l'aqueduc de Fallope et la place du trou stylo-mastoïdien. A ce sujet, Van der Klaauw (1931) a émis l'opinion que le trou stylo-mastoïdien se trouverait entre le tympanohyal et l'apophyse mastoïde (1).

Par contre, Ivar Sefve, se basant sur l'étude d'un crâne de *Scolidotherium* de Tarija (2), le situe à l'extrémité postérieure de la gouttière allant du tympanohyal à l'apophyse mastoïde. Il me paraît certain que, pour *Scolidotherium leptcephalum*, ces deux interprétations sont également erronées. Examinons la gouttière qui court sur la face externe du rocher, à partir de l'orifice placé entre tympanohyal et rocher, et que Van der Klaauw appelle le *foramen stylomastoïdeum primitivum* ; elle se dirige vers l'arrière jusqu'à un orifice que Sefve croit être le foramen stylo-mastoïdien. Cet orifice constitue en réalité l'entrée d'un canal que j'ai pu entièrement dégager, qui traverse le rocher pour s'ouvrir en arrière dans la rainure digastrique, et représente donc l'extrémité postérieure de l'aqueduc de Fallope. Ma façon de voir semble corroborée par l'examen du crâne d'un Paresseux actuel, *Cholæpus didactylus*. Là aussi, le canal du facial, à partir du tympanohyal et vers l'arrière, est découvert sur un court trajet pour se refermer avant d'aboutir au foramen stylo-mastoïdien. Une dissection que j'ai pu faire sur un *Cholæpus* du Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum (n° 12 353) m'a permis de constater que le facial ne quittait le crâne, ni à l'avant, ni à l'arrière de la petite gouttière dans laquelle il chemine, mais bien à l'extrémité postérieure du petit canal qui prolonge cette gouttière vers l'arrière. C'est donc bien là que se place le foramen stylo-mastoïdien. Légèrement en dedans du foramen stylo-mastoïdien se trouve l'orifice du petit conduit qui se jette dans le canal du facial. Par analogie avec les Bradypes actuels (dissection du Bradype tridactyle n° 1950-59), il s'agit bien du passage d'un rameau de l'artère auriculaire postérieure.

La comparaison avec les Paresseux actuels me permet également d'interpréter

(1) Cf. VAN DER KLAUW, 1931, p. 628-629 : « The *foramen stylomastoïdeum* in *Scolidotherium* sp. lies between the mastoid and the tympanohyal whose top lies closely against the mastoid (VAN KAMPEN, 1905, p. 485), the same occurs in *Scolidotherium leptcephalum* (VAN DER KLAUW, 1925). SEFVE, 1915, mentions for *Scolidotherium bolivianum* Philippi : « In diesem (the *processus mastoïdeus*) ist ein *foramen stylomastoïdeum* zu sehen. » This cannot be correct no doubt he means that it lies between the *processus mastoïdeus* and the tympanohyal which is solidly fused with it. »

(2) Cf. IVAR SEFVE, 1915 : Ueber einen *Scolidotherium*-Schädel aus Tarija Bolivia : « Der *Processus mastoïdeus* ist kleiner als der *processus paroccipitalis* und ist in der Richtung von aussen nach innen sehr abgeplattet. Zwischen diesem Fortsatz und dem Paukenteil findet sich eine sehr scharfe und schmale Rinne in deren hinterem Teil ein *Foramen stylo-mastoïdeum* gelegen ist. »

l'orifice qui se trouve sur le bord interne de l'entotympanique entre le ptérygoïde et le basisphénoïde, ainsi que la gouttière qui lui fait suite vers l'avant. Une disposition tout à fait comparable existe chez les Bradypes. La dissection d'un Bradype tridactyle (n° 1950-59) m'a permis de préciser qu'il s'agit de l'orifice de sortie du nerf vidien qui, par la gouttière, atteint le ganglion sphéno-palatin. Cette constatation, selon toute vraisemblance, doit pouvoir s'appliquer au crâne de *Scelidotherium*.

La face endocranienne présente au niveau du condyle occipital (crânes B et C) une gouttière qui court vers le foramen de la jugulaire interne. Il s'agit probablement, comme chez *Cholæpus*, du trajet d'un vaisseau veineux reliant le sinus latéral au système veineux extracranien.

## BIBLIOGRAPHIE

- BURMEISTER (H.). 1867. — Fauna Argentina, primera parte. Mamíferos fósiles (*Annales des Museo publica de Buenos Aires*, I, p. 87-300, Pl. V-XIV).
- BURMEISTER (H.). 1886. — *Atlas de la description physique de la République Argentine*, 2<sup>e</sup> section.
- VAN DER KLAUW (C. J.). 1930. — La région tympanique du crâne du *Scelidotherium* (*Tijdschrift ned. dierk. Ver. Leiden* [3], 2, 1930, p. 83-87).
- VAN DER KLAUW (C. J.). 1931. — On the tympanic region of the skull in the *Mylodontinæ* (*Proc. Zool. Soc. London*, p. 607-655, 7 text. fig.).
- VAN DER KLAUW (C. J.). 1931. — The auditory Bulla in Some Fossil Mammals with a general Introduction to this region of the skull (*Bulletin of the American Museum of Natural History New York*, vol. LXII).
- OVEN RICHARD. 1858. — On the *Scelidotherium leptcephalum* (*Philos. Trans. Roy. Soc.*, p. 101-110, Pl. VIII-IX).
- SEFVE (I.). 1915. — Ueber einen *Scelidotherium*-Schädel aus Tarija Bolivia (*Stokholm. Vet. Ak. Handl.*, 53, n° 4 [12] 2 pl.).
- SEFVE (I.). 1915. — *Scelidotherium* Reste aus Ulloma Bolivia (*Bull. Geol. Inst. Univers. Uppsala*, XIII, p. 61-92, Pl. X-XIV).
- WINGE (H.). 1915. — Jordfundne og nulevende Gumlere (*Edentata*) fra Lagoa Santa Minas Geræs, Brasilien (*Kobenhaven E. Museo Lundii*, vol. 3, 2, p. 1-321, 24 pl.).

LES AFFINITÉS DU GENRE *TUPAIA*  
RAFFLES 1821, D'APRÈS LES CARACTÈRES  
MORPHOLOGIQUES DE LA TÊTE OSSEUSE

PAR

Roger SABAN

PARIS

MASSON ET C<sup>le</sup>, ÉDITEURS  
120, Boulevard Saint-Germain, 120





## LISTE DES ABRÉVIATIONS DES FIGURES

<i>a.</i>	: apophyse postéro-externe de la branche horizontale de la mandibule.	<i>c.</i>	: écaille du temporal.
<i>a. c.</i>	: apophyse coronôide.	<i>c. a.</i>	: eminentia arcuata.
<i>a. F.</i>	: aqueduc de Fallope.	<i>c. j.</i>	: épine jugulaire.
<i>a. F. 1</i>	: première portion de l'aqueduc de Fallope.	<i>c. s.</i>	: échancrure sigmoïde.
<i>a. F. 2</i>	: deuxième portion de l'aqueduc de Fallope.	<i>c. t.</i>	: épine tympanique antérieure.
<i>a. f.</i>	: apophyse frontale du malaire.	<i>c. sp.</i>	: épine de Spix.
<i>a. f. t.</i>	: apophyse frontale du temporal.	<i>ccl.</i>	: enclume.
<i>a. g.</i>	: agger-nasi.	<i>ect.</i>	: ectotympanique.
<i>a. l.</i>	: apophyse lémurienne.	<i>en.</i>	: entoconide.
<i>a. m.</i>	: apophyse mastoïde.	<i>enc.</i>	: entocarotide.
<i>a. p.</i>	: apophyse para-occipitale.	<i>ent.</i>	: entotympanique.
<i>a. p. g.</i>	: apophyse post-glénoïde.	<i>et.</i>	: étrier.
<i>a. p. t.</i>	: apophyse post-tympanique.	<i>F.</i>	: frontal.
<i>a. r.</i>	: arête du rocher.	<i>f. c.</i>	: fossette cochléaire.
<i>a. s.</i>	: alisphénoïde.	<i>f. c. o.</i>	: foramen cranio-orbitaire.
<i>a. st.</i>	: artère stapédienne.	<i>f. f.</i>	: fossette faciale.
<i>a. t.</i>	: anneau tympanique.	<i>f. g.</i>	: fosse glénoïde.
<i>a. u.</i>	: apophyse unciforme.	<i>f. M.</i>	: foramen singulare de Morgani.
<i>a. V.</i>	: aqueduc de Verga.	<i>f. m.</i>	: foramen magnum.
<i>a. z.</i>	: arcade zygomatique.	<i>f. o.</i>	: fenêtre ovale.
<i>an.</i>	: Annulusmensbrann.	<i>f. ot.</i>	: fosse orbito-temporale.
<i>ap. z.</i>	: apophyse zygomatique.	<i>f. p.</i>	: fosse ptérygoïde.
<i>ar. t.</i>	: orifice d'entrée de l'artère tympanique.	<i>f. pn.</i>	: foramen pneumaticum.
<i>b.</i>	: bulle auditive.	<i>f. py.</i>	: fossette pyramidale.
<i>b. o.</i>	: basioccipital.	<i>f. r.</i>	: fenêtre ronde.
<i>b. s.</i>	: basisphénoïde.	<i>f. s.</i>	: fente sphénoïdale.
<i>c.</i>	: condyle occipital.	<i>f. s. a.</i>	: fossa subarcuata.
<i>c. a.</i>	: canal alisphénoïde.	<i>f. t.</i>	: fosse temporale.
<i>c. a. e.</i>	: conduit auditif externe.	<i>f. u.</i>	: fossette unguéale.
<i>c. f.</i>	: crête falciforme.	<i>f. ut.</i>	: fossette utriculaire.
<i>c. m.</i>	: condyle de la mandibule.	<i>fo. s.</i>	: fossette sacculaire.
<i>c. o.</i>	: cavité orbitaire.	<i>g. l.</i>	: gouttière lacrymale.
<i>c. oc.</i>	: crête occipitale.	<i>h.</i>	: hypocône.
<i>c. pa.</i>	: canal palatin.	<i>h. F.</i>	: hiatus de Fallope.
<i>c. s. o.</i>	: canal sous-orbitaire.	<i>he.</i>	: hypoconide.
<i>c. t.</i>	: crête temporale.	<i>hpe.</i>	: hypoconulide.
<i>c. tu.</i>	: canal tubaire.	<i>I. P.</i>	: interpariétal.
<i>c. ty.</i>	: caisse du tympan.	<i>i.</i>	: inion externe.
<i>ci.</i>	: cingulum.	<i>i. p.</i>	: incisure pariétale.
<i>co.</i>	: cochlée.	<i>L.</i>	: lacrymal.
<i>cr. p.</i>	: crêtes d'insertions du muscle ptérygoïdien interne.	<i>l. o.</i>	: ligne oblique externe.
		<i>M.</i>	: malaire.
		<i>Mx.</i>	: maxillaire supérieur.
		<i>m.</i>	: métacône.
		<i>m. S.</i>	: membrane de Schrapnell.

<i>m. t.</i>	: maxillo-turbinal.	<i>s. c.</i>	: suture coronale.
<i>m. ty.</i>	: membrane du tympan.	<i>s. G.</i>	: scissure de Glaser livrant passage au processus gracilis du marteau.
<i>ma.</i>	: marteau.	<i>s. h.</i>	: sinus hypotympanique.
<i>me.</i>	: métaconide.	<i>s. l.</i>	: sinus latéral.
<i>N.</i>	: nasal.	<i>s. p. i.</i>	: sinus pétreux inférieur.
<i>n. c. v.</i>	: branche vestibulaire du nerf cochléaire.	<i>st.</i>	: styles.
<i>n. t.</i>	: nasoturbinal.	<i>T.</i>	: temporal.
<i>O.</i>	: occipital.	<i>t. a. e.</i>	: trou auditif externe.
<i>o. r. i. s.</i>	: orifice de sortie du rameau inférieur de l'artère stapédienne.	<i>t. a. i.</i>	: trou auditif interne.
<i>o. s.</i>	: orbitosphénoïde.	<i>t. c.</i>	: trou carotidien.
<i>o. st.</i>	: orifice de sortie du rameau supérieur de l'artère stapédienne.	<i>t. d. a.</i>	: trou déchiré antérieur.
<i>o. t.</i>	: orifice tubaire.	<i>t. d. p.</i>	: trou déchiré postérieur.
<i>P.</i>	: pariétal.	<i>t. g. r.</i>	: trou grand rond.
<i>Pa.</i>	: palatin.	<i>t. m.</i>	: trou malaire.
<i>Pmx.</i>	: prémaxillaire.	<i>t. ma.</i>	: trou mastoïdien.
<i>p.</i>	: paracône.	<i>t. md.</i>	: trou mandibulaire.
<i>pa.</i>	: paraconide.	<i>t. me.</i>	: trou mentonnier.
<i>p. g.</i>	: processus gracilis du marteau.	<i>t. o.</i>	: trou optique.
<i>pr.</i>	: protocône.	<i>t. os.</i>	: tentorium osseum.
<i>pre.</i>	: protoconide.	<i>t. ov.</i>	: trou ovale.
<i>r.</i>	: rocher.	<i>t. p. g.</i>	: trou post-glénoïdien.
<i>r. e.</i>	: récessus épitympanique.	<i>t. s.</i>	: trou supra-squameux.
<i>r. i. s.</i>	: rameau inférieur de l'artère stapédienne.	<i>t. s. m.</i>	: trou stylo-mastoïdien.
<i>r. s. s.</i>	: rameau supérieur de l'artère stapédienne.	<i>t. s. o.</i>	: trou sus-orbitaire.
		<i>V. p.</i>	: voûte palatine.



# LES AFFINITÉS DU GENRE *TUPAIA* RAFFLES 1821, D'APRÈS LES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DE LA TÊTE OSSEUSE

PAR

Roger SABAN

---

## INTRODUCTION

La famille des *Tupaidæ* a toujours eu dans la classification zoologique des Mammifères une position incertaine — à l'heure actuelle, les opinions sont encore divergentes, — aussi ces petits Mammifères de l'Orient ont-ils très souvent retenu l'attention des Anatomistes.

Ils furent primitivement considérés comme de typiques Insectivores (Gervais, 1836 ; Haeckel, 1866 ; Trouessart, 1897-1904 ; Cabrera, 1925 ; Simpson, 1931), souvent groupés avec les *Macroscelididæ* pour former les *Menotyphla*. Certains auteurs, voyant en eux une morphologie différente de celle des vrais Insectivores ou *Lipotyphla*, leur reconnurent des affinités avec les Carnivores (Parker, 1885), avec les Marsupiaux (Parker, 1886 ; Elliot Smith, 1902 ; Broom, 1915). Des études, dont certaines, récentes, ont révélé, d'autre part, chez les *Tupaidæ* de nombreuses affinités avec les Primates, les représentant comme un terme intermédiaire entre les Insectivores et les Prosimiens, plus proches tantôt des uns, tantôt des autres, ou leur reconnaissant des relations génériques avec ces derniers en rapport avec l'habitat arboricole (Chapman, 1904 ; Kaudern, 1910 ; Gregory, 1910, 1913, 1915 a, 1916, 1920 ; Le Gros Clark, 1924 a-b, 1925, 1926, 1928 ; Sonntag, 1925 ; Coupin, 1927). De toute façon, ces auteurs les considèrent toujours comme des Insectivores, alliés aux *Macroscelididæ*. Seul Le Gros Clark (1920) suggère que les *Macroscelididæ* et les *Tupaidæ* constituent deux familles très divergentes, ce qui lui semble compatible avec l'idée de Carlsson (1909) qui fait dériver les *Macroscelididæ* de la souche des *Erinaceidæ*. Par contre, Lorenz (1927), Henckel (1928), Roux (1947) rejettent toute relation possible entre *Tupaia* et *Lemur*. Van der

Klaauw (1929) et Roux (1947) font des *Menotyphla* (*Macroscelididæ*, *Tupaidæ*) un groupe distinct des Insectivores et des Lémuriens, mais plus proche des Insectivores. Le Gros Clark (1932) abandonne la division en *Lipotyphla* et *Menotyphla*, il sépare les *Tupaidæ* et les *Macroscelididæ* en deux superfamilles. Il conclut finalement, en 1934, que les *Tupaidæ* doivent être extraits de leur association avec les Insectivores et inclus dans les Primates. La récente classification des Mammifères proposée par Simpson (1945) les inclut dans les Primates, en se basant sur les opinions des auteurs précités. Devant ce dilemme, certains auteurs restent hésitants. Evans (1942) pense que, si l'on doit inclure *Tupaia* dans les Primates, les *Macroscelididæ* doivent y être également.

La présente étude a précisément pour but de faire le point des opinions émises à leur égard, de présenter nos observations personnelles sur le matériel que nous avons pu rassembler, et de préciser en définitive la place que doit occuper la famille des *Tupaidæ* dans la classification des Mammifères. Pour cela, nous avons envisagé le squelette de la tête. Celui-ci est le plus propre à nous donner le maximum de renseignements précis sur les affinités d'un groupe, d'abord par le grand nombre de caractères que nous y trouvons, ensuite par les rapports directs qu'il affecte avec le cerveau et les organes des sens. On sait du reste qu'il est moins soumis aux variations adaptatives que les autres parties du squelette.

*Rappel de systématique.* — Classiquement, la famille des *Tupaidæ* forme, avec celle des *Macroscelididæ*, le groupe des *Menotyphla*, qui se distingue des autres Insectivores ou *Lipotyphla* par la présence d'un cæcum (1). Ces termes ont été donnés par Hæckel (1863) et repris par Gill (1875), Weber (1904), Gregory (1910), Osborn (1910). Elle se compose de deux groupes considérés pendant longtemps comme deux genres différents : *Tupaia* Raffles 1821 (membres typiques de la famille) et *Ptilocercus* Gray 1848 (membres aberrants). Le vieux genre *Tupaia* Raffles 1821, divisé en trois genres bien distincts : *Tupaia* Raffles 1821, *Dendrogale* Gray 1848 et *Urogale* Mearns 1905, constitue avec deux nouveaux genres (Lyon, 1913) la sous-famille des *Tupainæ*; et le seul genre *Ptilocercus* Gray 1848 représente la sous-famille des *Ptilocercinæ*; réparties comme suit :

TUPAINÆ.		PTILOERCINÆ.	
<i>Tupaia</i> Raffles 1821.	<i>Tupaia ferruginea.</i>	<i>Ptilocercus</i> Gray 1848.	<i>Ptilocercus lowii.</i>
<i>Anathana</i> Lyon 1913.	<i>Tupaia ellioti.</i>		
<i>Dendrogale</i> Gray 1848.	<i>Tupaia murina.</i>		
<i>Tana</i> Lyon 1913.	<i>Tupaia tana.</i>		
<i>Urogale</i> Mearns 1905.	( <i>Urogale cylindrura</i> = <i>Tupaia everetti.</i> )		

(1) Il est toutefois intéressant de noter que, d'après certains auteurs (Flower, Beddard, Chapman), le cæcum n'existe pas chez tous les *Tupaidæ*. Pour Osman Hill (1948), le cæcum de *Tupaia* reste très semblable à celui des *Tarsioidæ*.

*Caractères génériques des Tupaidæ.* — Nous emprunterons à la publication de Marcus Ward Lyon junior (1913) les renseignements concernant les caractères ostéologiques génériques du crâne des *Tupaidæ* en les groupant suivant les tableaux I et II.

D'autre part, pour les caractères du genre *Ptilocercus*, nous renvoyons le lecteur à la publication très détaillée de Lé Gros Clark (1926).

## MATÉRIEL

Notre étude a porté sur 104 spécimens représentant les *Tupaidæ*, les Insectivores et les Prosimiens, provenant des Laboratoires d'Anatomie Comparée et de Mammalogie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

1<sup>o</sup> TUPAIDÆ. — Un squelette complet de *Tupaia javanica* (1) ainsi que des têtes osseuses appartenant à plusieurs autres espèces, nous ont permis de faire une étude comparative détaillée.

2<sup>o</sup> INSECTIVORES. — a. *Menotyphla* : nous avons examiné parmi la famille des *Macroscelididæ* des squelettes de *Rhynchocyon* (2) et de *Macroscelides* ; ce dernier représentant parfaitement le groupe de *Macroscelides*, *Petrodromus*, *Nasilio*, *Elephantulus*, constituant la sous-famille des *Macroscelidinæ* ; ainsi que des crânes de *Petrodromus*.

b. *Lipotyphla* : parmi ceux-ci, nous avons choisi la famille pouvant se rapprocher le plus des *Macroscelididæ* et des *Tupaidæ*. Ainsi, chez les *Erinaceidæ*, nous avons porté notre choix sur *Neotetracus*, très voisin d'*Hylomys*, classés tous deux dans la sous-famille des *Echinosoricinæ*. De plus, nous avons également, pour certains caractères, observé de nombreuses pièces de références parmi les diverses autres familles constituant les *Lipotyphla*.

3<sup>o</sup> PROSIMIENS. — Certains caractères des *Tupaidæ* se rapprochant de ceux des *Tarsiidæ*, nous avons pris en considération le genre *Tarsius*. Tandis que, pour l'ensemble des caractères ostéologiques, nous nous sommes arrêtés sur le genre *Lemur*, représentant typique des *Lemuridæ*.

De nombreux crânes de *Tupaia*, *Rhynchocyon cirnei*, *Macroscelides* et *Petrodromus* nous ont été obligeamment prêtés par M. le professeur J. Berlioz, directeur du Laboratoire de Mammalogie du Muséum. Un spécimen de *Rhynchocyon reichardi* et un de *Petrodromus tetradactylus* nous ont été gracieusement communiqués

(1) *Tupaia javanica* ne diffère de *Tupaia ferruginea* pris comme type par Lyon, 1913, que par une légère réduction de ses dimensions.

(2) *Rhynchocyon* figure, parmi les *Macroscelididæ*, un genre très aberrant.



TABLEAU I

CARACTÈRES GÉNÉRIQUES	TUPAINÆ					PTILO- CERCINÆ
	<i>Tupaia.</i>	<i>Anathana.</i>	<i>Dendrogale.</i>	<i>Tana.</i>	<i>Urogale.</i>	
Trou sus-orbitaire.	Présent.	Présent.	Présent.	Présent.	Présent.	<i>Ptilocercus.</i>
Fosse temporale.	< orbite.	< orbite.	< orbite.	< orbite.	< orbite.	= orbite.
Trou malaire.	Grand, ovale, allongé.	Ovale réduit.	Très réduit.	Grand, ovale, allongé.	Réduit.	Réduit.
Rostre.	Modérément court et large.	Court et large.	Allongé et large.	Considérablement long et étroit.	Très allongé, large.	Court et large.
Angle du plan de l'orbite avec le plan sagittal médian.	20°	20°	20°	20°	20°	40°
Largeur du crâne cérébral par rapport au maximum d'écartement des lignes alvéolaires.	Un peu plus grande.	Un peu plus grande.	Un peu plus grande.	Un peu plus grande.	Égale.	Plus grande.
Distance de la gouttière lacrymale à l'extrémité antérieure du prémaxillaire.	= distance de la gouttière lacrymale au méat auditif.	= distance de la gouttière lacrymale à la partie postérieure de la fosse ptérygoïde.	= distance de la gouttière lacrymale au méat auditif.	= distance de la gouttière lacrymale au condyle occipital.	= distance de la gouttière lacrymale au condyle occipital.	= distance de la gouttière lacrymale à la partie postérieure de la fosse ptérygoïde.
Trous palatins.	2 ant. grands, 4 post. petits.	2 ant. grands, 4 post. petits.	2 ant. petits, 2 post. petits.	2 ant. grands, 6 post. grands.	2 ant. grands, 2 post. petits.	2 ant. petits, 2 post. petits.
Crêtes temporales.	Convergentes dans leur partie postérieure.	Soudées faiblement dans leur partie postérieure (crête sagittale).	Convergentes dans leur partie postérieure.	Soudées dans leur partie postérieure sur 1/4 de leur longueur (crête sagittale).	Soudées dans leur partie postérieure sur 2/3 de leur longueur (crête sagittale).	Parallèles.
Largeur de la constriction post-orbitaire par rapport à la largeur interorbitaire.	Plus grande.	Plus grande ou égale.	Plus grande.	Plus grande.	Plus petite.	Égale.
Branche montante de la mandibule.	Large.	Large.	Large.	Large.	Plus large.	Très large.

CRANE

TABEAU II

DENTS		TUPAINÆ					PTILO-CERCINÆ
		<i>Tupaia.</i>	<i>Anathana.</i>	<i>Dendrogale.</i>	<i>Tana.</i>	<i>Urogale.</i>	
Supérieures.	INCISIVES	$I^1 = I^2$ quelquefois $I^2 > I^1$	$I^1 = I^2$	$I^1$ et $I^2$ tranchantes, surtout $I^2$ .	$I^1 = I^2$	$I^2$ très développée. Caniniforme.	<i>Ptilocercus.</i>
		$I_1 I_2 > I_3$ mais parfois $I_2 > I_1$ $I_3$ très réduite.	$I_1 I_2 > I_3$	$I_1 I_2 > I_3$ tranchantes.	$I_1 I_2 > I_3$ tranchantes.	$I_1 = I_2$ $I_3$ très petite, par fois non perma- nente.	$I_1$ double de $I^2$ avec une cuspidé postérieure.  $I_1$ et $I_3 \sim I_2$
Supérieures.	CANINES	Petite. 1 racine.	Petite. 1 racine.	Petite. 1 racine.	Petite. 1 racine.	Petite. 1 racine.	Prémolariforme. 2 racines.
		Grande, plus haute que $I_3$ et $Pm_2$ , également espa- cée de $I_3$ et $Pm_2$ .	Petite, plus basse que $I_3$ et $Pm_2$ , également espa- cée de $I_3$ et $Pm_2$ .	Grande, plus haute que $I_3$ et $Pm_2$ , également espa- cée de $I_3$ et $Pm_2$ .	Grande, plus haute que $I_3$ et $Pm_2$ , également espa- cée de $I_3$ et $Pm_2$ .	Grande, plus haute que $I_3$ et $Pm_2$ , également espa- cée de $I_3$ et $Pm_2$ .	Petite. Très rapprochée de $I_3$ et $Pm_2$ .
Supérieures.	PRÉMOLAIRES	$Pm^2$ , petite sim- ple; $Pm^3$ et $Pm^4$ plus complexes avec protocône.	$Pm^3$ et $Pm^4$ avec protocône bien développé.	$Pm^3$ et $Pm^4$ avec protocône.	$Pm^3$ et $Pm^4$ avec protocône.	$Pm^3$ et $Pm^4$ avec protocône sur- tout bien déve- loppé sur $Pm^4$ .	$Pm^3$ et $Pm^4$ avec protocône.
		Surface trianguli- laire.	Surface carrée.	Surface trianguli- laire.	Surface trianguli- laire.	Surface trianguli- laire.	Surface trianguli- laire.
Inférieures.		$Pm_2 < Pm_3$ et $Pm_4$ , métaconide sur $Pm_4$ bien dé- veloppé.	$Pm_2 < Pm_3$ et $Pm_4$ , métaconide sur $Pm_4$ bien dé- veloppé.	$Pm_2 < Pm_3$ et $Pm_4$ , métaconide sur $Pm_4$ bien dé- veloppé.	$Pm_2 < Pm_3$ et $Pm_4$ , métaconide sur $Pm_4$ bien dé- veloppé.	$Pm_2 < Pm_3$ et $Pm_4$ , métaconide sur $Pm_4$ bien dé- veloppé.	$Pm_3 < Pm_2$ et $Pm_4$ .
		$M^1$ et $M^2$ avec hy- pocône faible.	$M^1$ et $M^2$ avec hy- pocône bien déve- loppé.	$M^1$ avec hypocône réduit. $M^2$ et $M^3$ avec hy- pocône pratique- ment absent.	$M^1$ avec hypocône bien développé. $M^2$ et $M^3$ avec hy- pocône réduit.	$M^1$ et $M^2$ avec hy- pocône bien déve- loppé.	$M^1$ et $M^2$ avec hy- pocône bien déve- loppé.
Supérieures.	MOLAIRES	Formule dentaire : $I \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix} C \begin{smallmatrix} 1 \\ 1 \end{smallmatrix} Pm \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix}$	Formule dentaire : $I \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix} C \begin{smallmatrix} 1 \\ 1 \end{smallmatrix} Pm \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix}$	Formule dentaire : $I \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix} C \begin{smallmatrix} 1 \\ 1 \end{smallmatrix} Pm \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix}$	Formule dentaire : $I \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix} C \begin{smallmatrix} 1 \\ 1 \end{smallmatrix} Pm \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix}$	Formule dentaire : $I \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix} C \begin{smallmatrix} 1 \\ 1 \end{smallmatrix} Pm \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix}$	Formule dentaire : $I \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix} C \begin{smallmatrix} 1 \\ 1 \end{smallmatrix} Pm \begin{smallmatrix} 3 \\ 1 \end{smallmatrix}$
		Styles développés.	Styles développés.	Styles développés.	Styles développés.	Styles développés.	Sans styles avec cingulum.
Inférieures.		Sans cingulum.	Sans cingulum.	Sans cingulum.	Sans cingulum.	Sans cingulum.	Sans cingulum.
		Sans cingulum.	Sans cingulum.	Sans cingulum.	Sans cingulum.	Sans cingulum.	Avec cingulum.

par l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique par l'intermédiaire de M. S. Frechkop. De même, un exemplaire de *Neotetracus sinensis* et un de *Macroscelides melanotis* nous ont été aimablement prêtés par le Department of Zoology du British Museum.

L'ensemble de ce matériel se répartit comme l'indique le tableau III.

TABLEAU III

FAMILLE	GENRE	ESPÈCE	NOMBRE DE SPÉCIMENS
INSECTIVORES.			
<i>Soricidæ.</i>	<i>Sorex.</i>	<i>alpinus</i> Sch.	3
<i>Talpidæ.</i>	<i>Talpa.</i>	<i>europæa</i> L.	4
<i>Solenodontidæ.</i>	<i>Solenodon.</i>	<i>paradoxus</i> Br.	1
<i>Centetidæ.</i>	<i>Centetes.</i>	<i>caudatus</i> Sch.	2
<i>Potamogalidæ.</i>	<i>Potamogale.</i>	<i>velox</i> Du Ch.	3
<i>Erinaceidæ.</i>	<i>Erinaceus.</i>	<i>europæus</i> L.	5
		<i>deserti</i> Loch.	1
		<i>lybicus</i> Erh.	1
	<i>Echinosorex</i> (Gymnura).	<i>rafflesii</i> Raf.	3
	<i>Hylomys.</i>	<i>suillus siamensis</i> E. Kl.	8
	<i>Neotetracus.</i>	<i>sinensis</i> Tr.	3
<i>Macroscelididæ.</i>	<i>Macroscelides.</i>	<i>melanotis.</i>	2
		<i>rozetti</i> Duv.	16
		<i>rupestris</i> A. Sm.	1
	<i>Petrodromus.</i>	<i>tetradactylus</i> Pet.	3
	<i>Rhynchocyon.</i>	<i>cirnei</i> Pet.	6
		<i>reichardi</i> Reich.	1
TUPAÏDÉS.			
<i>Tupaidæ.</i>	<i>Tupaia.</i>	<i>javanica</i> Hors.	3
		<i>ferruginea</i> Raff.	4
		<i>belangeri</i> Wag.	16
		<i>minor</i> Günt.	1
		<i>tana</i> Raff.	1
		<i>chrysura</i> Günt.	1
PRIMATES.			
<i>Lemuridæ.</i>	<i>Lemur.</i>	<i>mongoz</i> L.	6
		<i>nigrifrons</i> Petiv.	4
		<i>coronatus</i> Gray.	4
<i>Tarsiidæ.</i>	<i>Tarsius.</i>	<i>tarsius</i> Erx.	1

104

104

Nous remercions également M. le Professeur J. Millot et le Dr J. Anthony des précieux conseils qu'ils n'ont cessé de nous prodiguer dans l'accomplissement de ce travail.

*Nota.* — Lorsque nous employons le terme de *Menotyphla*, nous en excluons les *Tupaïdæ*, ces derniers faisant l'objet de ce travail.



## OBSERVATIONS

## I. — Caractères morphologiques extérieurs de la tête osseuse considérée dans son ensemble.

Nous envisagerons l'étude des caractères morphologiques d'ensemble suivant les différentes normes : *norma lateralis*, *norma verticalis*, *norma basilaris*, *norma occipitalis* et *norma facialis*. Nous aurons ainsi une idée générale sur la morphologie de *Tupaia* par rapport aux *Erinaceidæ* (*Neotetracus*), aux *Macroscelididæ* (*Macroscelides* et *Rhynchocyon*) et aux *Lemuridæ* (*Lemur*).

**1<sup>o</sup> Norma lateralis** (fig. 1-2 ; Pl. I, fig. 1 et 4 ; Pl. II, fig. 1 et 4 ; Pl. III, fig. 5). — L'examen des profils comparés de *Neotetracus*, *Macroscelides*, *Rhynchocyon*, *Tupaia* et *Lemur* fait apparaître chez *Tupaia* une tendance très nette à l'accroissement du crâne cérébral aux dépens de la face. Corrélativement à ce phénomène s'amorce une migration caractéristique des orbites vers l'avant. Ainsi, le bord antérieur de l'orbite, postérieur à la deuxième molaire (1) chez *Rhynchocyon*, arrive au niveau de la première molaire chez *Macroscelides* et reste en arrière de la première molaire chez *Neotetracus*, tandis qu'il se situe toujours en avant de la première molaire chez *Tupaia* (2) et *Lemur*.

Un autre fait caractéristique s'observe sur le maxillaire supérieur. Ce dernier se

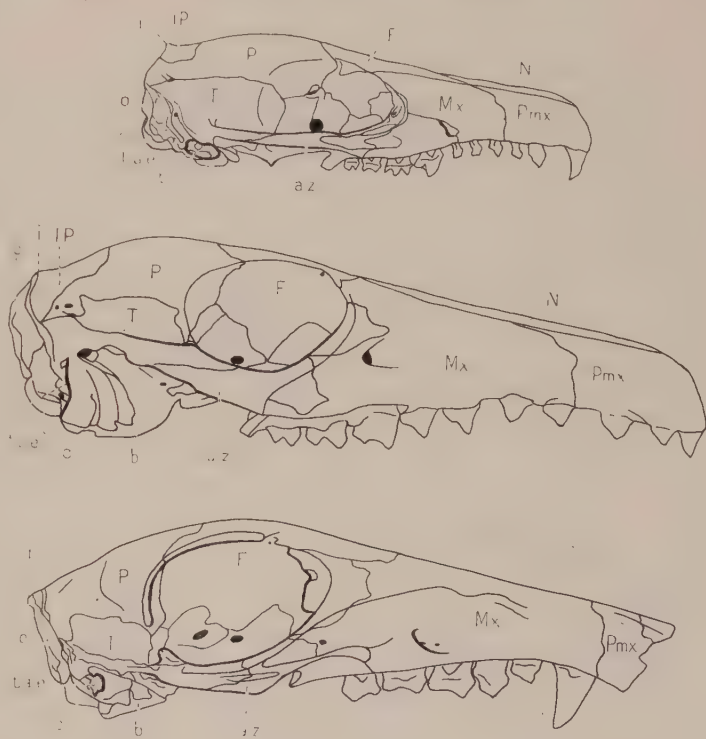


Fig. 1. — Crâne, *norma lateralis*. De haut en bas : *Neotetracus* ( $\times 2,8$  env.) ; *Macroscelides* ( $\times 2,8$  env.) ; *Rhynchocyon* ( $\times 1,3$  env.).  
(Pour les abréviations, voir les indications données en tête de l'article.)

(1) Les *Macroscelididæ* n'ont que deux molaires.

(2) Chez *Tana* et dans les espèces de *Tupaia* à rostre long, le bord antérieur de l'orbite arrive au niveau du milieu de M<sup>1</sup>.

réduit sensiblement chez *Tupaia*. Nous avons exprimé sa réduction par un indice en rapportant la longueur maximum du maxillaire supérieur (Lm) à la longueur totale de la tête osseuse (Lt).

$$I = \frac{Lm \times 100}{Lt}$$

Nous avons obtenu les résultats suivants :

<i>Rhynchocyon</i> .....	I = 40
<i>Macroscelides</i> .....	I = 40
<i>Neotetracus</i> .....	I = 34
<i>Tupaia</i> .....	I = 25
<i>Lemur</i> .....	I = 25

L'accroissement du crâne cérébral, qui représente un des facteurs importants de la réduction relative de la face, s'opère surtout dans la région pariétale et frontale.

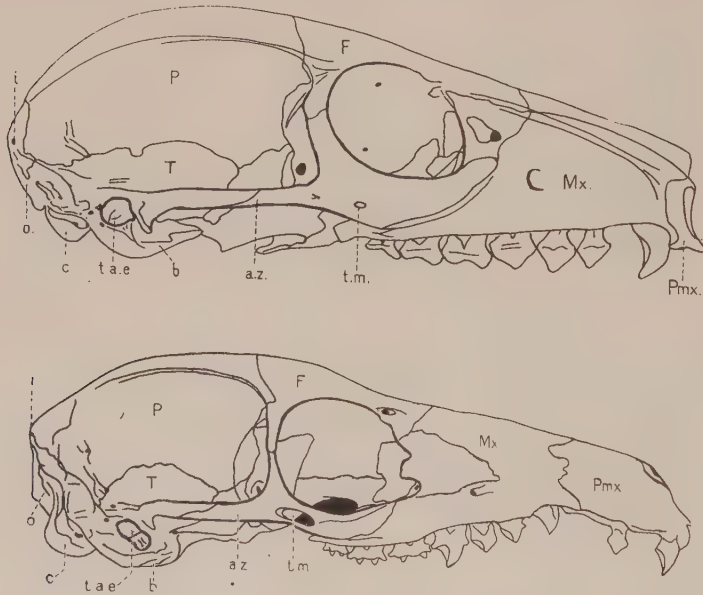


Fig. 2. — Crâne, *norma lateralis*. De haut en bas : *Lemur* ( $\times 1,4$  env.) ; *Tupaia* ( $\times 2,3$  env.).

Les pariétaux sont beaucoup plus développés en hauteur chez *Tupaia* et *Lemur* que chez les Insectivores : *Macroscelididæ* et *Erinaceidæ*. Ils ne participent pas à la paroi orbitaire comme chez ces derniers. En même temps, ils se soudent précocement aux interpariétaux encore individualisés sur les Insectivores adultes. Le frontal offre une courbure beaucoup plus accentuée chez *Tupaia*, avec un redressement plus prononcé dans la région glabellaire que chez les Insectivores.

Le contour de la région occipitale de *Tupaia*, très adouci, se rapproche de celui de *Lemur*, et l'inion externe, peu saillant, se situe légèrement plus bas que celui des Insectivores.

Comme chez *Lemur*, l'arcade zygomaticue de *Tupaia* s'allonge et le malaire émet une apophyse frontale que rejoint l'apophyse post-orbitaire du frontal, en fermant complètement l'orbite dans sa partie postérieure, ce qui n'est jamais le cas chez les Insectivores.

2° *Norma verticalis* (fig. 3-4). — Nous retrouvons ici, chez *Tupaia*, l'augmentation du crâne cérébral par rapport à la face, observée précédemment.

Comme nous l'avons déjà vu, ses orbites se déplacent vers l'avant, en ébauchant un mouvement giratoire de dehors en dedans. Les deux plans formés par les contours orbitaires, sensiblement parallèles chez les Insectivores (*Macroscelididae* et *Erinaceidae*), interceptent un angle dièdre chez *Tupaia* et *Lemur*. En accord avec les observations de Le Gros Clark (1925), cet angle mesure 35° chez *Tupaia* et 80° chez *Lemur* pour les spécimens que nous avons étudiés. Les orbites amorcent ainsi nettement un déplacement vers la position frontale qu'elles occuperont chez les Primates supérieurs.

Par suite de cette migration, la région nasale de *Tupaia* se rétrécit (réduction des os nasaux) et la suture coronale ou suture fronto-pariétale se trouve reportée en arrière des orbites. Le frontal s'élargit énormément dans sa partie postérieure et ne présente pas de constriction orbitaire aussi marquée que chez les Insectivores (*Macroscelides*, *Neotetracus*).

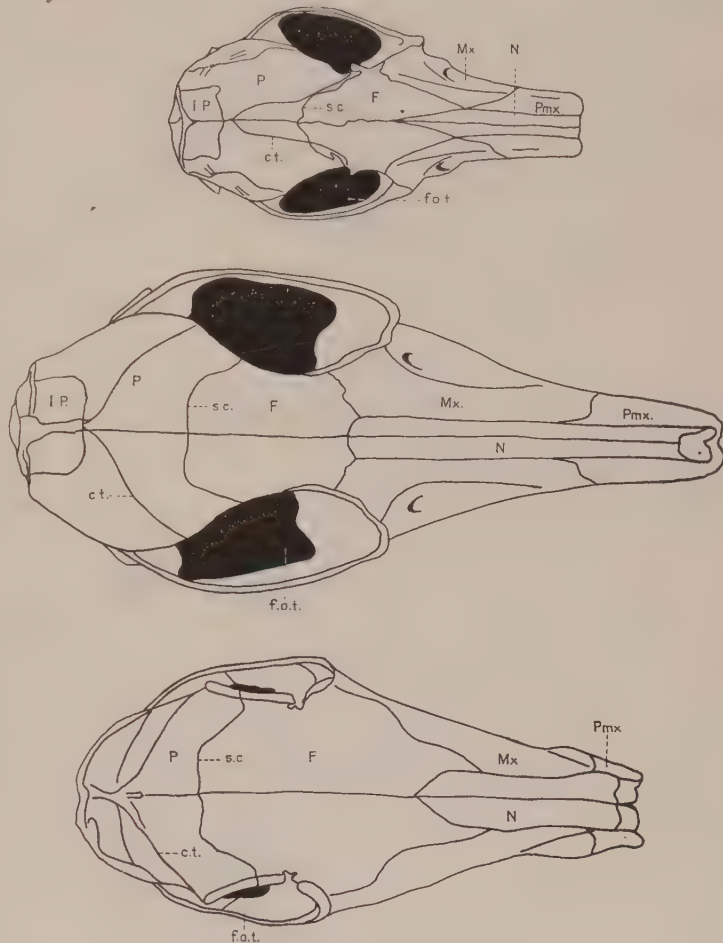


Fig. 3. — Crâne, *norma verticalis*. De haut en bas : *Neotetracus* ( $\times 2,8$  env.); *Macroscelides* ( $\times 2,8$  env.); *Rhynchocyon* ( $\times 1,3$  env.).

L'absence du bord orbitaire postérieur crée chez les Insectivores une fosse constituée par la cavité orbitaire et la fosse temporale, que nous appellerons fosse orbito-temporale. Avec *Tupaia*, par suite de la jonction du frontal au malaire, en arrière de l'orbite, ces deux cavités sont nettement délimitées en *norma verticalis*. Nous avons la cavité orbitaire en avant, d'une part, et la fosse temporale en arrière, d'autre part. Ce cloisonnement de la fosse orbito-temporale s'affirme chez *Lemur* et ne cessera de s'accroître des Primates inférieurs à l'Homme par la ferme-



ture progressive de la cavité orbitaire. Le crâne cérébral prend plus d'extension chez *Tupaia* que chez les Insectivores et devient globuleux, en faisant saillie dans la fosse temporale, qui se trouve rétrécie d'autant. Cette fosse subit, par ailleurs, une elongation due à la migration des orbites vers l'avant. Par rapport aux Insectivores, elle se présente donc à la fois plus longue et plus étroite chez *Tupaia*.

L'accroissement de volume du crâne cérébral s'opère principalement par l'agran-

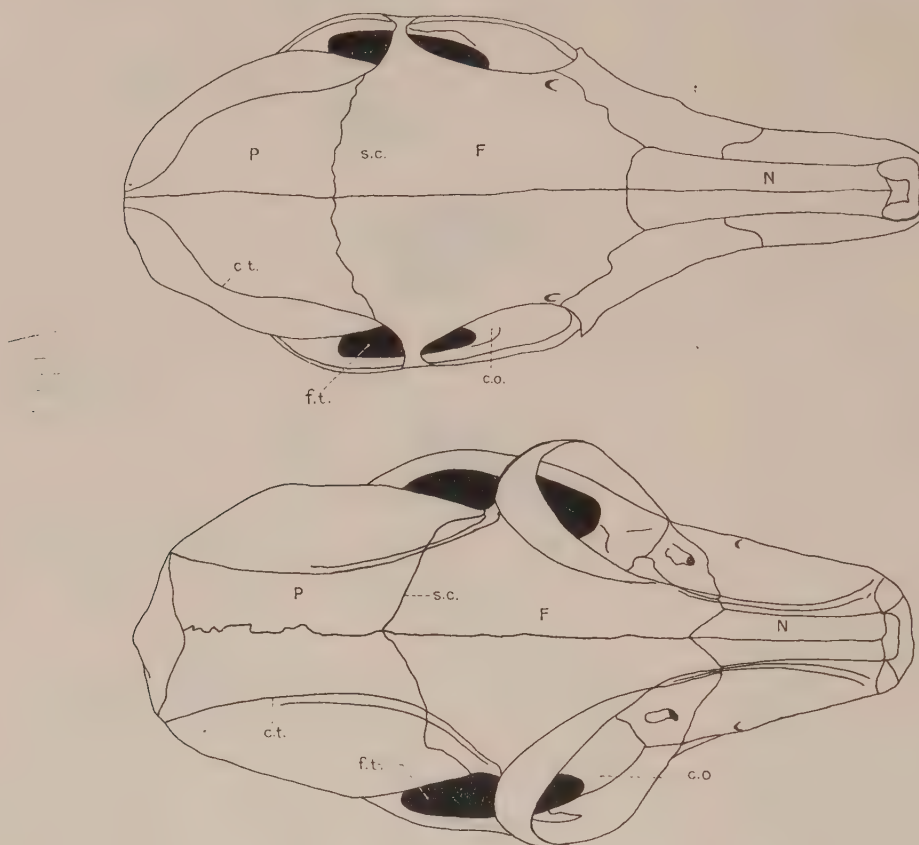


Fig. 1. — Crâne ; *norma verticalis*. De haut en bas : *Tupaia* ( $\times 2,8$  env.) ; *Lemur* ( $\times 1,5$  env.).

dissement des pariétaux qui s'élargissent et s'allongent, offrant ainsi un dessin comparable à celui des pariétaux de *Lemur*. Parallèlement à l'augmentation de volume du crâne cérébral et à l'allongement de la fosse temporale, les insertions supérieures des muscles temporaux tendent à s'étaler d'avant en arrière et à s'écarter les unes des autres (1).

(1) Le dédoublement complet des crêtes temporales s'observe chez *Ptilocercus* (Le Gros Clark, 1926, p. 1193), ainsi que sur de nombreux individus de *Tupaia* ; elles sont alors comparables à celles de *Lemur*,

3<sup>o</sup> *Norma basilaris* (fig. 5-6; Pl. I, fig. 2 et 3; Pl. II, fig. 2 et 3; Pl. III, fig. 4). — Nous examinerons successivement la voûte palatine, la fosse orbito-temporale et la région occipitale, dans lesquelles s'opèrent les modifications les plus remarquables.

Corrélativement aux caractères précédemment décrits, la voûte palatine empiète, en projection, plus ou moins, sur la région orbitaire. Le déplacement relatif du bord postérieur de la voûte palatine s'effectue du niveau du bord antérieur de l'orbite (*Rhynchocyon*), au niveau du bord postérieur de l'orbite (*Tupaia*, *Lemur*), avec une position intermédiaire vers le milieu de l'orbite (*Macroscelides*, *Neotetracus*).

La fosse orbito-temporale se limite en *norma basilaris* : du côté externe, par l'arcade zygomatique et le bord inférieur de l'orbite; du côté interne, par le crâne cérébral. Sous cette vue, elle ne présente plus la séparation que nous avons observée en *norma verticalis* chez *Tupaia* et *Lemur*. La partie inférieure de la cavité orbitaire n'est pas isolée de la fosse temporale.

a. L'arcade zygomatique se compose de l'apophyse zygomatique du temporal et de l'apophyse temporale du malaire dans toutes les formes où la fosse temporale se trouve séparée partiellement ou complètement de la cavité orbitaire (*Tupaia*, *Lemur* et tous les Primates). Dans le cas contraire, le malaire est très réduit, et le maxillaire participe largement à la constitution de l'arcade zygomatique (*Macroscelididae*, *Erinaceidae*). Souvent, même, le malaire n'existe pas et l'arcade zygomatique reste incomplète (*Centetidae*, *Solenodontidae*).

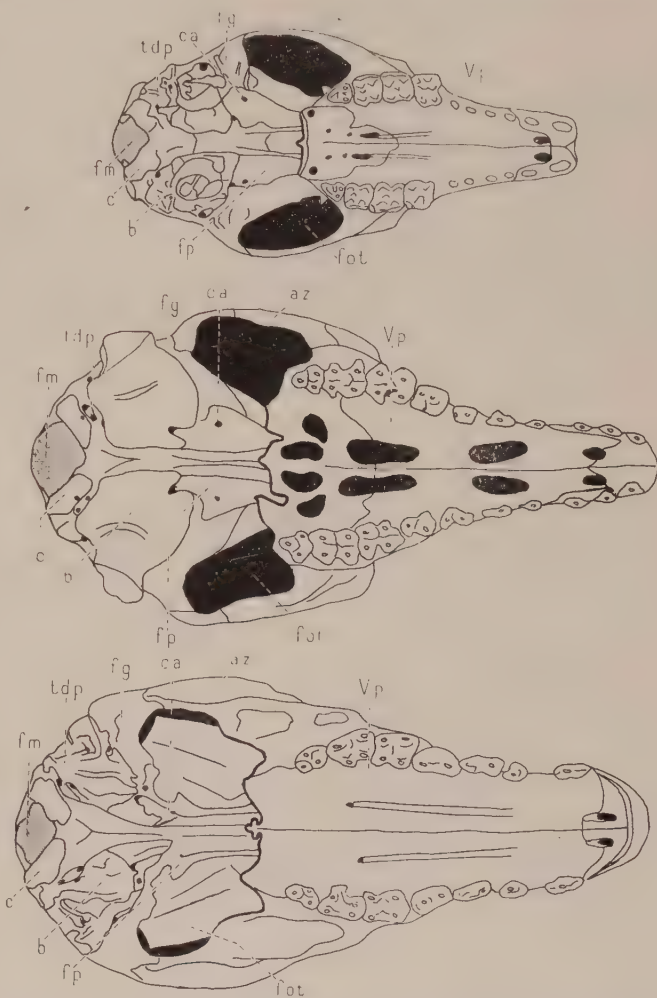


Fig. 5. — Crâne, *norma basilaris*. De haut en bas: *Neotetracus* ( $\times 2,8$  env.)  
*Macroscelides* ( $\times 2,8$  env.) ; *Rhynchocyon* ( $\times 1,3$  env.).

Chez les *Macroscelididæ*, l'orbite occupe une position très postérieure et laisse ainsi une très faible place au passage du muscle temporal. Ce phénomène atteint son maximum chez *Rhynchocyon*, où la fosse temporale devient complètement masquée en *norma basilaris* par la racine transverse de l'apophyse zygomatique.

b. Le crâne cérébral, plus développé chez *Tupaia* que chez les Insectivores,

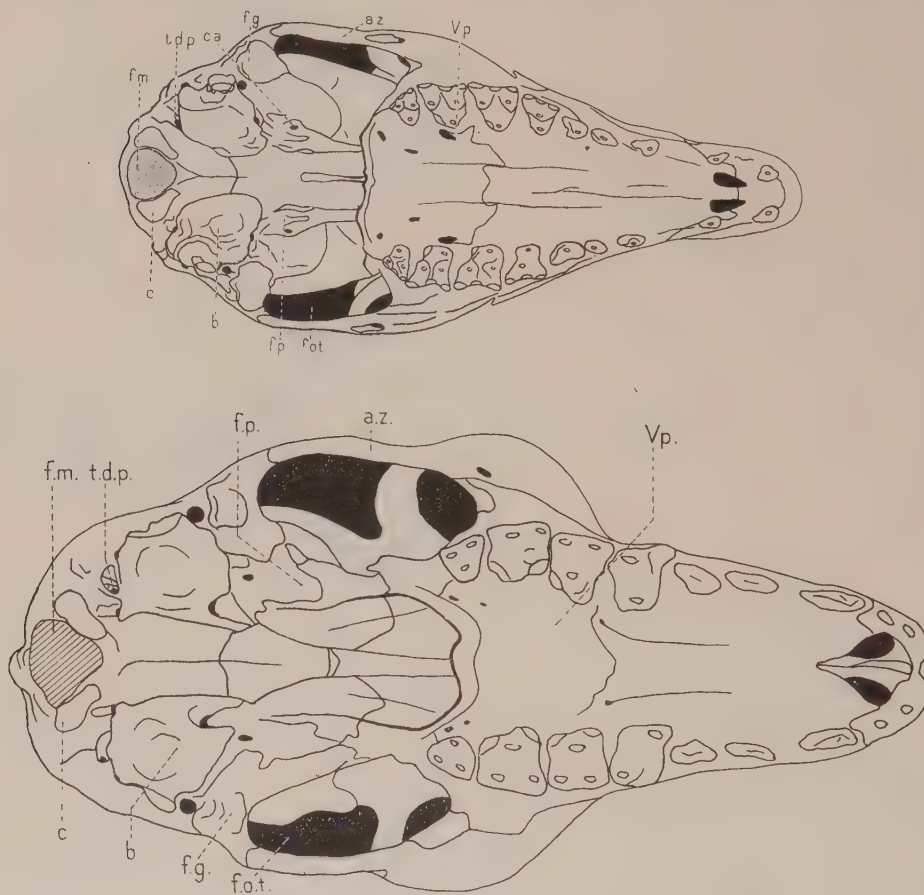


Fig. 6. — Crâne, *norma basilaris*. De haut en bas : *Tupaia* ( $\times 2,4$  env.) ; *Lemur* ( $\times 1,7$  env.).

apparaît largement dans la fosse orbito-temporale, tandis qu'il se voit à peine chez *Neotetracus*, *Macroscelides* et *Rhynchocyon*. Chez ce dernier, en rapport avec la position postérieure des orbites, le crâne cérébral est alors représenté par le toit de l'orbite formé par le rebord orbitaire du frontal, particulièrement saillant.

Dans la région occipitale, le *foramen magnum* occupe une position plus antérieure sous la base du crâne chez *Tupaia* et *Lemur* que dans l'ensemble des Insectivores, en particulier des *Macroscelididæ* et *Erinaceidæ*.



4<sup>o</sup> *Norma occipitalis* (fig. 7). — Le contour du crâne s'inscrit dans un quadrilatère chez *Macroscelides*, *Rhynchocyon* et *Neotetracus*, mais tend à devenir circulaire chez *Tupaia* et *Lemur*. L'écaille occipitale participe à cette déformation. Chez les Insectivores (*Macroscelididæ*, *Erinaceidæ*), contrairement aux *Tupaidæ* et *Lemuridæ*, son contour anguleux s'accroît par suite de la présence : latéralement, des apophyses para-occipitales (1) développées ; à la partie supérieure, d'une crête occipitale formant une saillie importante. Nous retrouvons ici, vue sous un autre angle, l'influence signalée plus haut de la forme du crâne cérébral sur l'ampleur de la fosse temporale. Les pariétaux de *Tupaia* et de *Lemur*, fortement convexes vers l'extérieur, diminuent le diamètre transversal de la fosse et se rapprochent de l'arcade zygomatique.

Le conduit auditif externe, très important chez *Macroscelides* et *Rhynchocyon*, oblique en arrière et en dehors, dirige l'ouverture du méat auditif externe vers l'arrière. Chez *Tu-*

*paia* et *Lemur*, il n'y a pas de conduit auditif externe et le méat s'ouvre directement en dehors, de même que chez *Neotetracus*, mais, chez ce dernier, la bulle auditive très peu développée le reporte sous la base du crâne.

(1) Les apophyses para-occipitales existent également chez *Tupaia* et *Lemur*, mais sont alors très peu importantes.

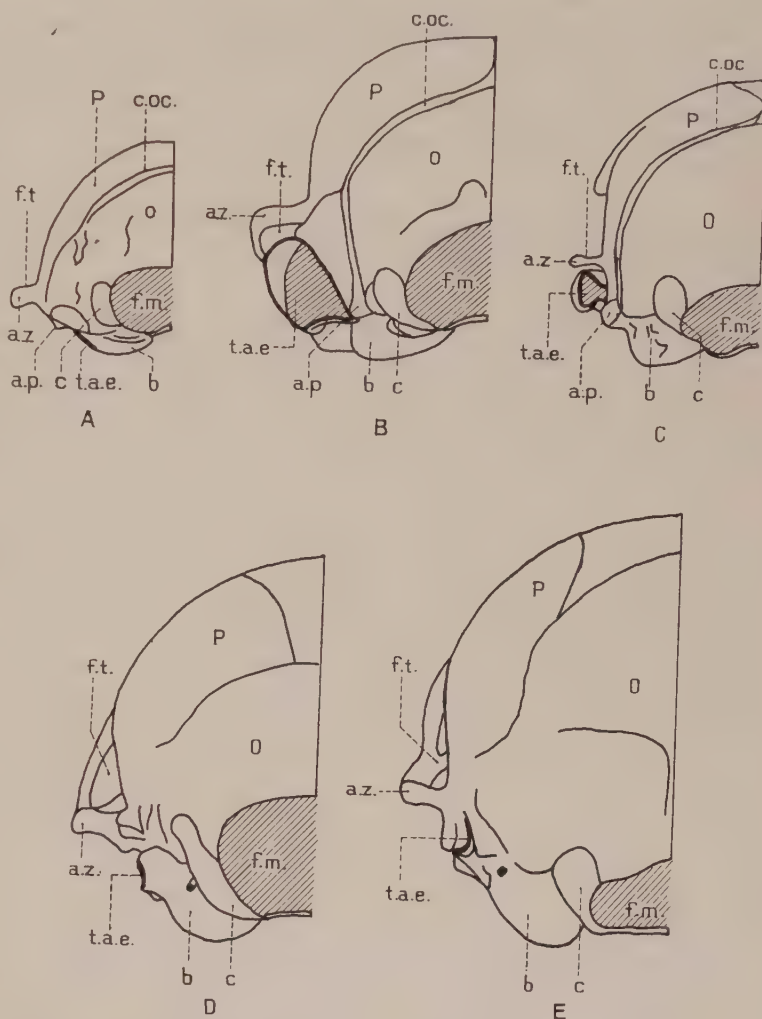


Fig. 7. — Crâne, *norma occipitalis*. A. *Neotetracus* ( $\times 2,8$  env.) ; B. *Macroscelides* ( $\times 2,8$  env.) ; C. *Rhynchocyon* ( $\times 1,4$  env.) ; D. *Tupaia* ( $\times 2,8$  env.) ; E. *Lemur* ( $\times 1,4$  env.).

Dans l'ensemble des Insectivores, comme chez *Neotetracus*, la bulle auditive, très réduite, est presque exclusivement formée par une faible expansion du basi-sphénoïde. Cependant, chez les *Macroscelididæ*, elle devient importante, très renflée, et se rapproche morphologiquement de celle de *Tupaia* et *Lemur*, mais sa constitution en est totalement différente.

Le *foramen magnum* de *Tupaia* a un contour presque circulaire, caractère que l'on ne retrouve que chez l'Homme et les Primates supérieurs et s'éloigne par cela même des Insectivores, chez lesquels il est toujours anguleux par suite de la saillie des deux condyles occipitaux.

**5° Norma facialis.** — Cette vue nous montre la plus grande extension et le redressement du frontal chez *Tupaia*, ainsi que la migration des orbites vers la face.

Avec leur situation latérale chez les Insectivores, les orbites restent très éloignées l'une de l'autre, tandis qu'elles se rapprochent légèrement chez *Tupaia* et encore plus chez *Lemur*. Nous avons exprimé ce déplacement par un indice rapportant la distance interorbitaire (Io) à la largeur de la face (l) :

$$I = \frac{Io \times 100}{l}$$

Cet indice ne peut être calculé que sur les formes possédant un rebord orbitaire bien délimité, fermé dans la partie postérieure, ou des apophyses bien développées permettant un repérage facile. Ainsi nous avons choisi, parmi les Insectivores, *Rhynchocyon*, qui satisfait à ces caractéristiques, pour le comparer à *Tupaia* et *Lemur*. Nous avons obtenu :

<i>Rhynchocyon</i> .....	I = 100
<i>Tupaia</i> .....	I = 65
<i>Lemur</i> .....	I = 44

Cet indice donne à *Tupaia* une position intermédiaire entre les Insectivores et les Primates, aussi pouvons-nous en conclure qu'une large région interoculaire est un caractère primitif, car, chez l'Homme (Schultz, 1936), cet indice devient faible, égal à 20. Il ne cesse de décroître d'une façon continue jusqu'à l'Homme (2) en rapport avec l'acquisition de la vision binoculaire et stéréoscopique. Le champ visuel binoculaire (Rochon-Duvigneaud, 1943), très faible chez les Mammifères inférieurs (Lapin 16°, Cobaye 20°), atteint 160° chez l'Homme.

(1) Io = distance interorbitaire prise sur le bord orbitaire antérieur de chaque orbite au niveau du trou lacrymal. — l = largeur de la face prise au milieu du bord orbitaire postérieur.

(2) Chez l'Orang, cet indice est encore plus faible, égal à 12, mais il constitue alors un véritable caractère de spécialisation.

## II. — Étude morphologique détaillée des caractères évolutifs du crâne.

### A. — CRANE FACIAL

L'étude de la face peut se ramener à celle des cavités qui s'y superposent : cavité buccale, cavités nasales, cavités orbitaires.

#### 1<sup>o</sup> CAVITÉ BUCCALE.

Le squelette de la cavité buccale se compose de la voûte palatine en haut, de la mandibule en bas,

#### *Voûte palatine.*

La voûte palatine se constitue d'avant en arrière aux dépens des prémaxillaires supérieurs et des palatins.

Nous envisagerons successivement les deux courbures sagittale et transversale qui lui donnent son allure d'ensemble. Étroite et peu profonde relativement à sa longueur, la courbure sagittale ou antéro-postérieure, plus arquée chez *Tupaia* que chez les Insectivores, tend à prendre de ce fait une allure lémurienne. La courbure transversale se montre également plus arquée chez *Tupaia*. Sa partie antérieure, constituée par les prémaxillaires et les maxillaires supérieurs, subit un rétrécissement plus marqué au niveau des maxillaires supérieurs chez les Insectivores (*Macroscelides*, *Rhynchocyon*, *Neotetracus*) que chez les *Tupaidæ*, où il se situe plus en avant, sur les prémaxillaires.

La lame horizontale du palatin de *Tupaia* se rapproche de la forme de celle de *Lemur* par l'aspect de son bord postérieur, plus régulier, indiqué par un bourrelet servant d'insertion au voile du palais ; le bord postérieur dessine avec son homologue du côté opposé une courbe régulière, convexe vers l'avant (1). Chez les *Macroscelididæ*, au contraire, le bord postérieur, irrégulier, sans bourrelet transversal, possède une épine nasale postérieure toujours très développée. Avec les *Eri-naceidæ*, nous avons une disposition spéciale : le bord postérieur des palatins, surélevé par une crête transverse rectiligne, se prolonge en arrière de celle-ci et forme une petite plate-forme derrière l'orifice postérieur des fosses nasales. La partie médiane de cette plate-forme est renforcée par une crête correspondant à l'épine nasale postérieure, souvent bifide et marquant la suture des deux lames horizontales des palatins.

(1) *Tupaia* et *Ptilocercus* restent cependant plus primitifs que *Lemur* par la morphologie du bord postérieur des palatins ; moins convexe que chez ce dernier, il se situe en arrière de M<sup>3</sup> au lieu de M<sup>2</sup>. D'autre part, *Ptilocercus* présente une très faible épine nasale postérieure.



Le nombre des trous palatins, variable suivant les espèces chez *Tupaia*, mais toujours élevé, semble une condition secondairement acquise (Le Gros Clark, 1926). *Ptilocercus*, considéré comme plus archaïque que *Tupaia*, a un palais moins perforé. Les deux trous antérieurs, situés sur les prémaxillaires et constants dans toutes les familles étudiées (*Erinaceidæ*, *Macroscelididæ*, *Tupaidæ* et *Lemuridæ*), sont cependant d'un plus grand diamètre dans les deux dernières familles que dans les deux premières. Seuls les *Macroscelidinæ* possèdent de nombreuses et larges perforations sur les maxillaires; dans tous les autres cas, cet os reste imperforé, creusé légèrement par les gouttières continuant vers l'avant les canaux palatins postérieurs (fig. 8).

Les deux lames horizontales des palatins présentent, chez *Tupaia* de deux à huit orifices suivant les genres et les espèces. Les deux orifices antérieurs, en forme



Fig. 8. — Schéma de la voûte palatine, montrant le contour de l'arcade dentaire et les perforations palatines. De gauche à droite : *Neotetracus* ; *Macroscelides* ; *Rhynchocyon* ; *Tupaia* ; *Lemur*.

de fentes, représentent les canaux palatins postérieurs, ils sont en partie sur la suture palatine transverse. Deux orifices se retrouvent chez certains *Tupaidæ*, en arrière de ceux-ci, mais plus latéralement. Près du bord postérieur des palatins, il

peut exister également quatre orifices : deux médians et deux externes, en avant des apophyses pyramidales. Ces orifices, en dehors des deux fentes des canaux palatins postérieurs, sont d'un petit diamètre. Toutes ces perforations des lames horizontales des palatins ne sont pas constantes et souvent seuls deux de ces orifices sont conservés, tantôt les deux canaux palatins postérieurs, tantôt les deux orifices les plus postérieurs voisins des apophyses pyramidales.

Nous retrouvons une disposition semblable des orifices de la lame horizontale du palatin chez *Neotetracus*, mais ils ont alors une plus petite section et les canaux palatins postérieurs sont entièrement situés sur les palatins. Chez *Rhynchocyon*, il n'y a sur toute la voûte palatine que quatre trous d'un très faible diamètre : les deux trous palatins antérieurs et les deux canaux palatins postérieurs prolongés par une fine gouttière sur le maxillaire. Par contre, chez *Macroscelides*, la voûte palatine est énormément perforée par dix larges orifices : deux antérieurs sur les prémaxillaires, quatre sur les maxillaires et quatre sur les lames horizontales des palatins (fig. 8).

Par suite de la variabilité du nombre des orifices palatins chez les *Tupaidæ*, certaines espèces se rapprochent ainsi de la disposition rencontrée chez *Lemur*, où l'on observe également deux trous palatins antérieurs sur les prémaxillaires, l'absence de trous sur les maxillaires, les deux canaux palatins postérieurs sur la suture palatine transverse et deux orifices postérieurs voisins des apophyses pyramidales.

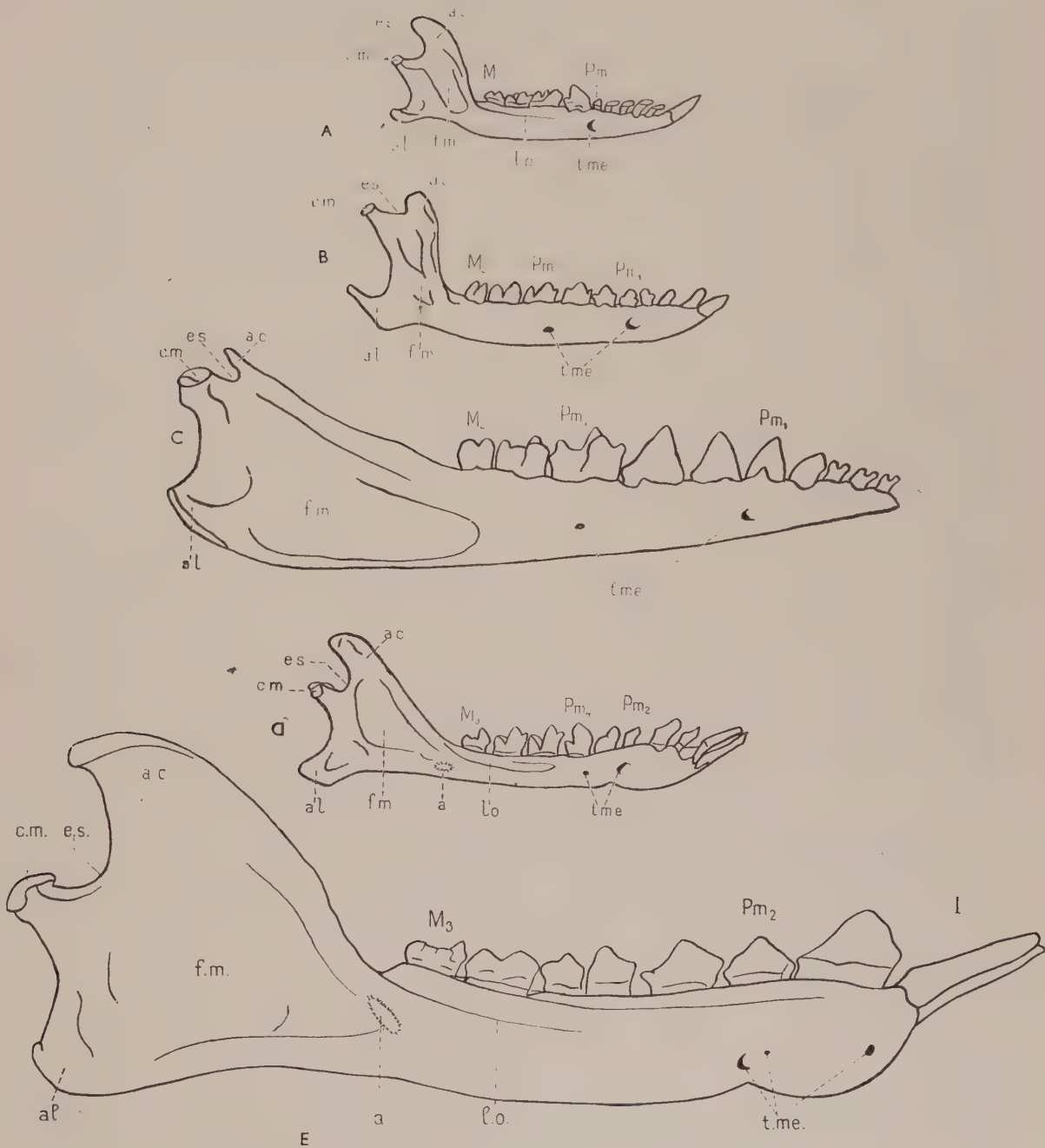


Fig. 9. — Mandibule, face externe. A. *Neotetracus* ; B. *Macroscelides* ; C. *Rhynchocyon* ; D. *Tupaia* ; E. *Lemur* ( $\times 4,4$  env.).

L'arcade dentaire supérieure de *Tupaia*, de contour piriforme, conserve l'allure générale de celle des Insectivores; mais, alors que son bord antérieur reste aplati chez tous les Insectivores, il tend à s'arrondir, ce qui représente un premier pas vers l'acquisition d'une arcade elliptique telle qu'on la voit chez les Lémuriens (fig. 8).

Par ces quelques caractères que nous venons d'analyser, la voûte palatine de *Tupaia* possède de nombreux points permettant de la rapprocher de celle des Lémuriens.

### *Mandibule.*

L'ensemble de la mandibule de *Tupaia* (fig. 9) a un aspect gracile comme celle des *Macroscelidinae*; mais l'on est frappé, *a priori*, de sa forme élancée, accentuée par des incisives très proclives qui lui donnent une allure typiquement lémurienne. Elle s'oppose ainsi à la mandibule très spécialisée de *Rhynchocyon* et à celle des *Erinaceidae*, beaucoup plus robuste.

**Corps.** — Dans toutes les familles étudiées, les deux branches horizontales sont faiblement soudées au niveau de la symphyse. Une coupe pratiquée dans cette dernière région (fig. 10) révèle chez *Tupaia* une plus grande surface d'accolement avec un contour très semblable à celui de *Lemur*, quoique plus allongé dans la partie postérieure. Le bord supéro-interne de la symphyse de *Tupaia*, plus convexe que chez les Insectivores (*Erinaceidae*, *Macroscelididae*), donne une plus grande largeur à cette dernière. Son bord inférieur, presque rectiligne chez les Insectivores, devient concave vers le haut chez *Tupaia*, à un degré moindre que chez *Lemur*, mais il amorce comme chez ce dernier une légère saillie en dessous du plan du bord inférieur du corps de la mandibule. Le grand axe de la symphyse ne cesse de se redresser des Insectivores (*Neotetracus*, *Rhynchocyon*) à *Tupaia* et *Lemur*. Nous devons toutefois indiquer qu'il est également redressé chez *Macroscelides*, mais la forme générale de la symphyse, comme nous venons de le voir, s'éloigne de celle de *Tupaia* et *Lemur*.

Le bord inférieur du corps de la mandibule forme une concavité continue d'une extrémité à l'autre de la branche horizontale chez les *Erinaceidae* et les *Macroscelididae*. Nous observons par contre, chez *Tupaia*, deux concavités, dont une, antérieure, est marquée par l'épaississement de l'os dans la région symphysaire. Ces deux concavités se retrouvent chez *Lemur*, mais la courbe de la concavité antérieure se raccourcit par suite du plus grand redressement de la symphyse.

Les trous mentonniers, au nombre de deux sur chaque branche — un antérieur et un postérieur — chez les *Macroscelididae*, *Tupaiidae* et *Lemuridae*, occupent chez *Tupaia* une position intermédiaire entre les *Lemuridae* et les Insectivores. Le trou



mentonnier antérieur — dont l'ouverture se dirige vers l'avant, — situé chez *Lemur* au niveau des incisives, se trouve chez *Tupaia* ainsi que chez *Macroscelides* et *Rhynchocyon* sous la première prémolaire. Chez *Neotetracus*, il n'y a qu'un seul trou mentonnier de grand diamètre sous la deuxième prémolaire ( $Pm_2$ ) et qui correspond au trou mentonnier antérieur. Chez les autres *Erinaceidæ*, il apparaît sous la quatrième prémolaire, mais parfois dédoublé. Cet orifice se déplace donc vers l'avant, des *Erinaceidæ* aux *Lemuridæ*, avec le terme intermédiaire représenté par les *Tupaidæ* et les *Macroscelididæ*. Le trou mentonnier postérieur débouche : sous la première prémolaire ( $Pm_1$ ) chez *Lemur* (il est parfois multiple), entre la deuxième et la troisième prémolaire ( $Pm_2$  et  $Pm_3$ ) chez *Tupaia*, entre la troisième et la quatrième prémolaire ( $Pm_3$  et  $Pm_4$ ) chez *Macroscelides* et sous la quatrième

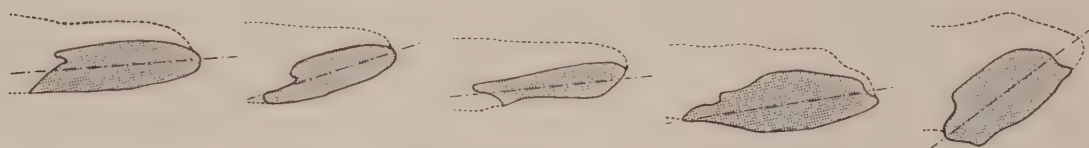


Fig. 10. — Coupe sagittale médiane de la symphyse. De gauche à droite : *Neotetracus* ; *Macroscelides* ; *Rhynchocyon* ; *Tupaia* ; *Lemur*. — . — . — . — , axe de la symphyse.

prémolaire ( $Pm_4$ ) chez *Rhynchocyon*. Cet orifice se déplace donc vers le trou mentonnier antérieur lorsque l'on passe de *Rhynchocyon* à *Macroscelides* et de ce dernier à *Tupaia* et *Lemur*.

La ligne oblique externe, qui limite la fosse d'insertion du muscle buccinateur, est très apparente sur certaines mandibules de *Tupaia*. Elle existe toujours chez *Lemur* et ne se rencontre jamais chez les *Macroscelididæ*. Toutefois, on la remarque également sur les mandibules de *Neotetracus*. Il en est de même de la ligne oblique interne qui limite la fosse d'insertion du muscle mylo-hyoïdien.

D'autre part, il existe chez *Tupaia* (fig. 9), d'une manière constante dans la partie inféro-postérieure de la branche horizontale, en avant de la fosse d'insertion du muscle masséter, une petite apophyse nettement délimitée. Nous ne l'avons jamais rencontrée sur les mandibules d'aucun Insectivore, mais elle se trouve chez tous les *Lemuridæ*, et particulièrement saillante chez les petites formes (*Cheirogale*, *Microcebus*) et les Primates supérieurs (*Cercopithecus*, *Cercocebus*, *Macacus*, *Gorilla*).

**Branche montante.** — La branche montante, étroite chez *Macroscelides*, s'avère large chez *Tupaia*, *Lemur* et *Neotetracus*, mais sa forme est très différente d'un type à l'autre. En représentant schématiquement son contour, on peut dire qu'il s'inscrit dans un quadrilatère pour toutes les formes examinées, sauf *Rhynchocyon*. L'allure de ce quadrilatère nous montre deux groupes bien distincts d'après la direction de ses bords antérieur et postérieur (fig. 11).

1° Chez *Tupaia* et *Lemur*, ces deux bords convergent vers la partie supérieure du quadrilatère.

2° Chez les Insectivores (*Erinaceus*, *Neotetracus*, *Centetes*, *Talpa*, *Sorex*), ils sont parallèles. Le quadrilatère se résout en un parallélogramme chez *Macroscelides*, par suite de la réduction importante de l'apophyse coronoïde.

Chez *Rhynchocyon*, la branche montante possède un haut degré de spécialisation. Peu développée en hauteur et très large à sa base, elle s'inscrit dans un triangle curviligne continuant le corps de la mandibule. La grande inclinaison de son bord antérieur est due à la position très reculée des orbites.

En résumé, le bord antérieur de la branche montante, presque perpendiculaire sur la ligne alvéolaire chez de nombreux Insectivores, s'incline fortement sur



Fig. 11. — Contour de la branche montante de la mandibule. De gauche à droite : *Neotetracus* ; *Macroscelides* ; *Rhynchocyon* ; *Tupaia* ; *Lemur*.

celle-ci chez *Tupaia*, *Lemur* et *Rhynchocyon*, mais, chez ce dernier, nous avons affaire à un caractère de spécialisation. Par suite de son inclinaison sur la ligne alvéolaire, le bord antérieur ne reste pas parallèle au bord postérieur. L'élévation du bord antérieur de la branche montante ou bord antérieur de l'apophyse coronoïde a été mise en évidence par Butler (1948) en calculant l'angle formé par la ligne alvéolaire et le bord antérieur de l'apophyse coronoïde. Un autre angle mesurant l'élévation du condyle au-dessus de la ligne alvéolaire est déterminé en joignant le milieu du condyle au sommet de l'angle précédent. Ces deux angles permettent de déterminer avec exactitude la forme du quadrilatère dans lequel s'inscrit la branche montante de la mandibule.

En appliquant cette méthode, nous avons obtenu les résultats suivants :

	Élévation du bord antérieur de l'apophyse coronoïde.	Élévation du condyle.
<i>Rhynchocyon</i> .....	36°	18°
<i>Cheirogale</i> .....	38°	10°
<i>Microcebus</i> .....	44°	12°
<i>Lemur</i> .....	48°	15°
<i>Tupaia</i> .....	52°	22°
<i>Neotetracus</i> .....	78°	32°
— (d'après BUTLER) .....	74°	32°
<i>Hylomys</i> (d'après BUTLER) .....	78°	34°
<i>Macroscelides</i> .....	82°	48°
<i>Echinosorex</i> (d'après BUTLER) .....	90°	38°

Nous observons ainsi trois groupes très distincts :

I. *Rhynchocyon* par sa mandibule très spécialisée reste isolé.

II. *Tupaia* et les *Lemuridæ* ont des valeurs des angles très voisines et forment un groupe homogène.

III. Les Insectivores (*Macroscelides*, *Erinaceidæ*) avec des valeurs des angles très supérieures au groupe précédent forment également un groupe très homogène.

Par la valeur respective de ces deux angles, *Tupaia* se rapproche des *Lemuridæ* et s'éloigne des Insectivores, comme nous allons le voir par les mesures complémentaires effectuées sur d'autres familles très différentes par l'ensemble de leurs caractères ostéologiques.

	Élévation du bord antérieur de l'apophyse coronoïde.	Élévation du condyle.
<i>Centetes</i> .....	46°	10°
<i>Talpa</i> .....	70°	17°
<i>Solenodon</i> ....	76°	17°
<i>Sorex</i> .....	78°	20°
<i>Potamogale</i> ...	80°	19°

Pour cet ensemble, le condyle est bas, mais la combinaison des deux angles ne s'écarte pas des résultats trouvés précédemment, sauf pour *Centetes*, qui, très spécialisé comme *Rhynchocyon*, reste isolé.

La fosse d'insertion du muscle masséter est — toutes proportions gardées — beaucoup moins excavée chez *Tupaia* et *Lemur* que chez les Insectivores *Lipotyphla*, indiquant un muscle masséter moins puissant.

A la face interne de la branche montante (fig. 12), l'orifice d'entrée du canal dentaire (trou mandi-

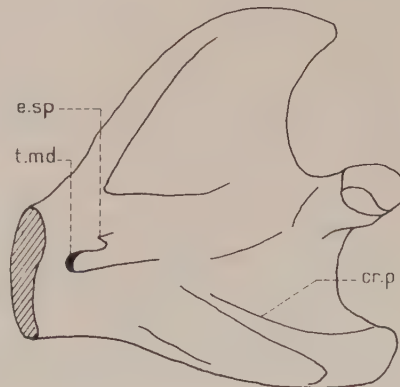
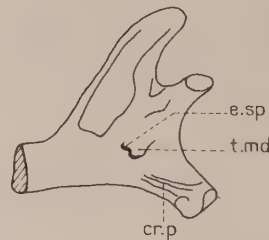
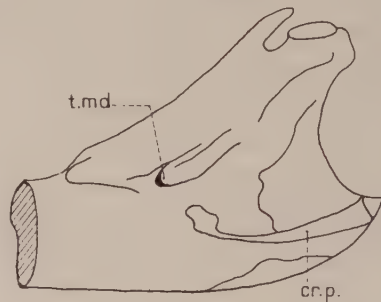
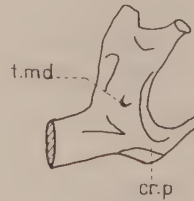
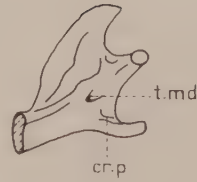


Fig. 12. — Branche montante de la mandibule, face interne. De haut en bas : *Neotetracus* ; *Macroscelides* ; *Rhynchocyon* ; *Tupaia* ; *Lemur*.



bulaire), toujours au-dessus du niveau de la ligne alvéolaire chez les Insectivores, s'ouvre dans le prolongement de cette dernière chez *Tupaia* et *Lemur*. La forme basculée de la branche montante abaisse cet orifice chez *Rhynchocyon*, aussi est-il inférieur à la ligne alvéolaire chez ce dernier.

L'épine de Spix, constante sur tous les *Tupaia* examinés, et intermittente chez *Lemur*, n'a jamais été rencontrée sur nos exemplaires de *Macroscelides*, *Rhynchocyon*, *Neotetracus*. Elle indiquerait chez *Tupaia* un caractère évolutif certain, car elle se retrouve chez tous les Primates supérieurs et l'Homme.

Les crêtes d'insertion du muscle ptérygoïdien interne de *Tupaia*, comme celles de *Lemur*, sont plus importantes que chez les Insectivores (*Macroscelididae*, *Erinaceidae*) actuels.

**Apophyse coronoïde.** — L'apophyse coronoïde (fig. 9), sur laquelle s'insère le tendon du muscle temporal, s'allonge vers l'arrière et remonte jusqu'au-dessus du condyle chez *Tupaia*. Elle est large, en forme de lame recourbée, avec son sommet tronqué. Sur *Tupaia javanica* elle se retrouve identique — à la dimension près — à celle de la mandibule des *Lemuridae*, large, longue, courbée vers l'arrière avec son sommet en forme d'ogive. Elle diffère légèrement de celle de *Neotetracus*, qui, également large et élevée, se recourbe à peine vers l'arrière. Par contre, cette apophyse reste basse très faiblement développée chez *Macroscelides* et représente chez *Rhynchocyon* une petite épine, caractérisée par Le Double (1906), en forme de stylet.

**Échancrure sigmoïde.** — Faiblement accusée, l'échancrure sigmoïde (fig. 9), large et peu profonde chez *Macroscelides*, se creuse légèrement chez *Neotetracus* et *Rhynchocyon* (chez ce dernier, elle est très étranglée) pour devenir large et profonde chez *Tupaia* et *Lemur*.

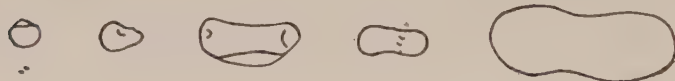


Fig. 13. — Vue supérieure du condyle de la mandibule. De gauche à droite : *Neotetracus* ; *Macroscelides* ; *Rhynchocyon* ; *Tupaia* ; *Lemur*.

**Condyle.** — Le condyle dont la surface articulaire (fig. 13) offre chez *Tupaia* un dessin comparable à celui de *Lemur*, s'allonge transversalement ; les deux bords latéraux sont arrondis et le bord postérieur légèrement déprimé. Dans tous les Insectivores, sauf *Rhynchocyon* et *Talpa*, le condyle reste sensiblement sphérique, avec parfois des apophyses internes (*Erinaceus*, *Solenodon*). Chez *Rhynchocyon* et *Talpa*, il devient très étroit avec ses bords antérieur et postérieur concaves vers l'avant. De plus, il est fortement déprimé dans la région centrale.

Le condyle, situé, par suite de la grande longueur de son col, bien au-dessus de la ligne alvéolaire chez *Macroscelides*, s'abaisse progressivement, en même temps que son col se raccourcit, chez *Neotetracus*, *Rhynchocyon*, *Tupaia* et *Lemur*, ainsi

que nous l'avons mis en évidence précédemment par la mesure de l'angle d'élévation du condyle.

**Apophyse lémurienne.** — L'apophyse lémurienne ou apophyse angulaire (fig. 9), sur laquelle s'insère le muscle ptérygoïdien interne, devient moins importante chez *Tupaia* que chez *Macroscelides* et l'ensemble des *Erinaceidæ*. Nous avons rencontré sur *Tupaia javanica* et *Tupaia minor* une apophyse lémurienne réduite, identique à celle des *Lemuridæ*. Cette apophyse s'abaisse toujours au-dessous du bord inférieur du corps de la mandibule chez *Tupaia* et *Lemur*, tandis qu'elle remonte au niveau de la ligne alvéolaire chez *Macroscelides* et *Neotetracus*. Chez *Rhynchocyon*, elle continue le bord inférieur du corps de la mandibule, mais reste faiblement développée.

**Vue postérieure de la branche montante** (fig. 14). — Chez *Neotetracus* et *Macroscelides*, l'axe de la branche montante s'incline fortement — de haut en bas et de

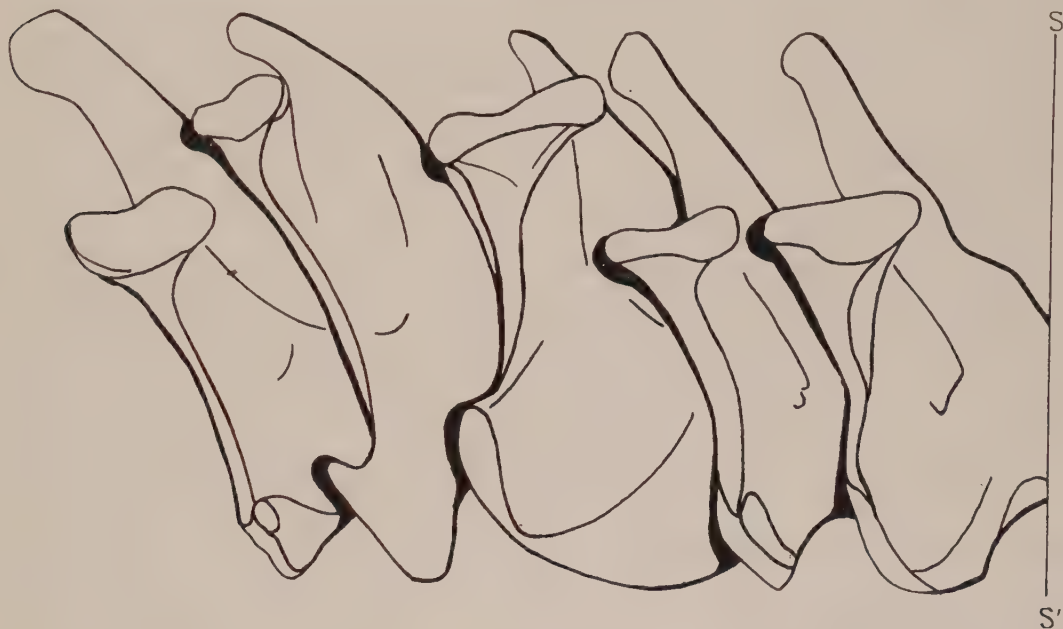


Fig. 14. — Vue postérieure de la branche montante de la mandibule. De gauche à droite : *Neotetracus* ; *Macroscelides* ; *Rhynchocyon* ; *Tupaia* ; *Lemur*. — S-S' : Trace du plan sagittal.

l'extérieur vers l'intérieur — sur le plan sagittal. Il se redresse sur celui-ci chez *Tupaia* et *Lemur* pour lui devenir parallèle chez *Rhynchocyon* et *Erinaceus*.

En vue postérieure, nous retrouvons les trois saillies constituant la branche montante : l'apophyse coronoïde, le condyle, l'apophyse lémurienne.

L'extrémité de l'apophyse coronoïde, externe au condyle chez *Lemur*, *Tupaia* et *Neotetracus*, lui devient interne chez *Erinaceus* et les *Macroscelididæ*. L'incli-

naison de l'axe du condyle sur le plan sagittal, faible chez *Tupaia* et *Lemur*, s'accentue chez *Neotetracus* et devient importante chez les *Macroscelididæ*. Elle s'effectue vers l'extérieur et s'oppose ainsi à celle des autres Insectivores, chez lesquels cet axe s'incline vers l'intérieur (*Solenodon*, *Centetes*, *Erinaceidæ*).

L'apophyse lémurienne, éversée vers l'extérieur chez les *Macroscelididæ*, se dirige vers l'intérieur chez *Tupaia* et *Lemur*. Une position intermédiaire s'observe chez les *Erinaceidæ* (*Erinaceus*, *Neotetracus*, *Echinosorex*).

Par son allure générale et d'après les nombreux caractères que nous venons d'étudier, la mandibule des *Tupaidæ* se rapproche beaucoup plus de celle des *Lemuridæ* que de celle des Insectivores (*Erinaceidæ*, *Macroscelididæ*). Par certaines particularités que l'on ne retrouve que chez les Primates supérieurs, elle se montrerait même évoluée (épine de Spix, apophyse latérale de la branche horizontale).

#### Denture.

La formule dentaire indique déjà à elle seule une séparation très nette entre les Insectivores (*Macroscelididæ*, *Erinaceidæ*), d'une part, et les *Tupaidæ*, d'autre part. Ces derniers ont une formule, au moins pour la mâchoire supérieure, identique à celle des Prosimiens.

La formule  $I \frac{3}{3} C \frac{1}{1} Pm \frac{4}{4} M \frac{3}{3}$ , valable pour l'ensemble de l'ordre des Insectivores, subit de nombreuses variations. Elle varie d'un genre à l'autre, même à l'intérieur du genre d'une espèce à l'autre, et parfois d'un individu à l'autre, ce qui explique les formules douteuses employées quelquefois par les auteurs.

Ainsi, parmi les *Macroscelididæ*, nous avons la formule :  $I \frac{3}{3} C \frac{1}{1} Pm \frac{4}{4} M \frac{2}{2}$  chez *Macroscelides*, et  $I \frac{1-0}{3} C \frac{1}{1} Pm \frac{4}{4} M \frac{2}{2}$  chez *Rhynchocyon*. Dans les *Erinaceidæ*, la formule de *Neotetracus* :  $I \frac{3}{3} C \frac{1}{1} Pm \frac{3}{3} M \frac{3}{3}$  est différente de celle d'*Hylomys* :  $I \frac{3}{3} C \frac{1}{1} Pm \frac{4}{4} M \frac{3}{3}$ .

Par contre, chez les *Tupaidæ*, la formule dentaire :  $I \frac{2}{3} C \frac{1}{1} Pm \frac{3}{3} M \frac{3}{3}$ , reste constante, très voisine de celle des *Lemuridæ* :  $I \frac{2}{2} C \frac{1}{1} Pm \frac{3}{3} M \frac{3}{3}$  et des *Tarsidæ* :  $I \frac{2}{1} C \frac{1}{1} Pm \frac{3}{3} M \frac{3}{3}$ .

D'après Gregory (1910) et Lyon (1913), elle se rapproche de la formule générale des Mammifères Euthériens, malgré l'absence d'une incisive supérieure, d'une



prémolaire supérieure et d'une inférieure. La formule des *Tupaia* serait donc, d'après ces auteurs :  $I \frac{1-2}{1-2-3} C \frac{1}{1} Pm \frac{2-3-4}{2-3-4} M \frac{1-2-3}{1-2-3}$ , car, chez *Ptilocercus*, l'incisive  $I^3$  manquante est représentée par un petit alvéole. De même  $Pm \frac{1}{1}$  serait la prémolaire manquante pour deux raisons : 1° la plus antérieure prémolaire des *Tupaia* est la plus simple de la série ; 2° chez les Insectivores et en particulier les *Macroscelididae*, toutes les prémolaires, sauf  $Pm \frac{1}{1}$ , sont précédées d'une dentition de lait. Or, chez *Tupaia*, toutes les prémolaires existantes sont précédées d'une dentition lactéale (1).  $Pm \frac{1}{1}$  serait également la prémolaire manquante d'après Butler (1948) chez *Neotetracus*.

La denture de la mâchoire supérieure des *Tupaia*, voisine de celle des *Lemuridae*, en particulier *Microcebus*, ayant, d'autre part, une grande analogie avec celle de *Tarsius* par la présence d'un large cingulum que l'on retrouve d'ailleurs chez *Ptilocercus*, nous choisirons donc le genre *Tarsius* comme terme de comparaison représentant les Prosimiens (Pl. III, fig. 3).

**Mâchoire supérieure** (fig. 15-16). — **INCISIVES.** — Les deux incisives supérieures :  $I^1$  styliforme et  $I^2$  caniniforme de *Tupaia* sont très proches morphologiquement de celles de *Tarsius*. Elles s'opposent à celles de *Neotetracus* et *Macroscelides* d'abord par leur nombre (nous n'en avons que deux dans les deux premiers genres), ensuite par leur forme; chez *Neotetracus*, très hautes et coniques, caractéristiques des *Erinaceidae*, elles diminuent de hauteur de  $I^1$  à  $I^3$ ; chez *Macroscelides*, les trois incisives sont prémolariformes. Par contre, chez *Rhynchocyon*, il y a absence complète des incisives supérieures, mais parfois (Evans 1942) la troisième incisive de lait  $I^3$  peut subsister, très réduite, appliquée contre la canine.

Toutes les incisives examinées dans les différents genres ont une seule racine.

**CANINES.** — Dans les espèces que nous avons étudiées, la canine peut être : soit très réduite, conique avec une seule racine (*Tupaia*, *Tarsius*) ; soit petite, incisiforme, munie de deux racines (*Neotetracus*), soit très haute, en forme de croc comprimé latéralement, avec deux racines (*Rhynchocyon*) ; soit prémolariforme avec deux racines (*Macroscelides*).

Un très large diastème existe chez *Tupaia*, et chez lui seulement, entre  $I^3$  et C.

**PRÉMOLAIRES.** —  $Pm^1$ . — Dans les types où elle existe,  $Pm^1$  possède deux racines. Elle peut être simple et comprimée latéralement (*Rhynchocyon*) ou com-

(1) LYON, 1913, p. 12 : « all of the premolars are preceded by milk teeth which is usually not the case with the first premolars ».

porter deux cuspides juxtaposées et très rapprochées l'une de l'autre : le paracône et le métacône (*Macroscelides*). Nous avons déjà signalé l'absence de cette dent chez *Tupaia*, *Neotetracus* et *Tarsius*.

*Pm*<sup>2</sup>. Cette prémolaire possède deux racines dans toutes les espèces examinées,

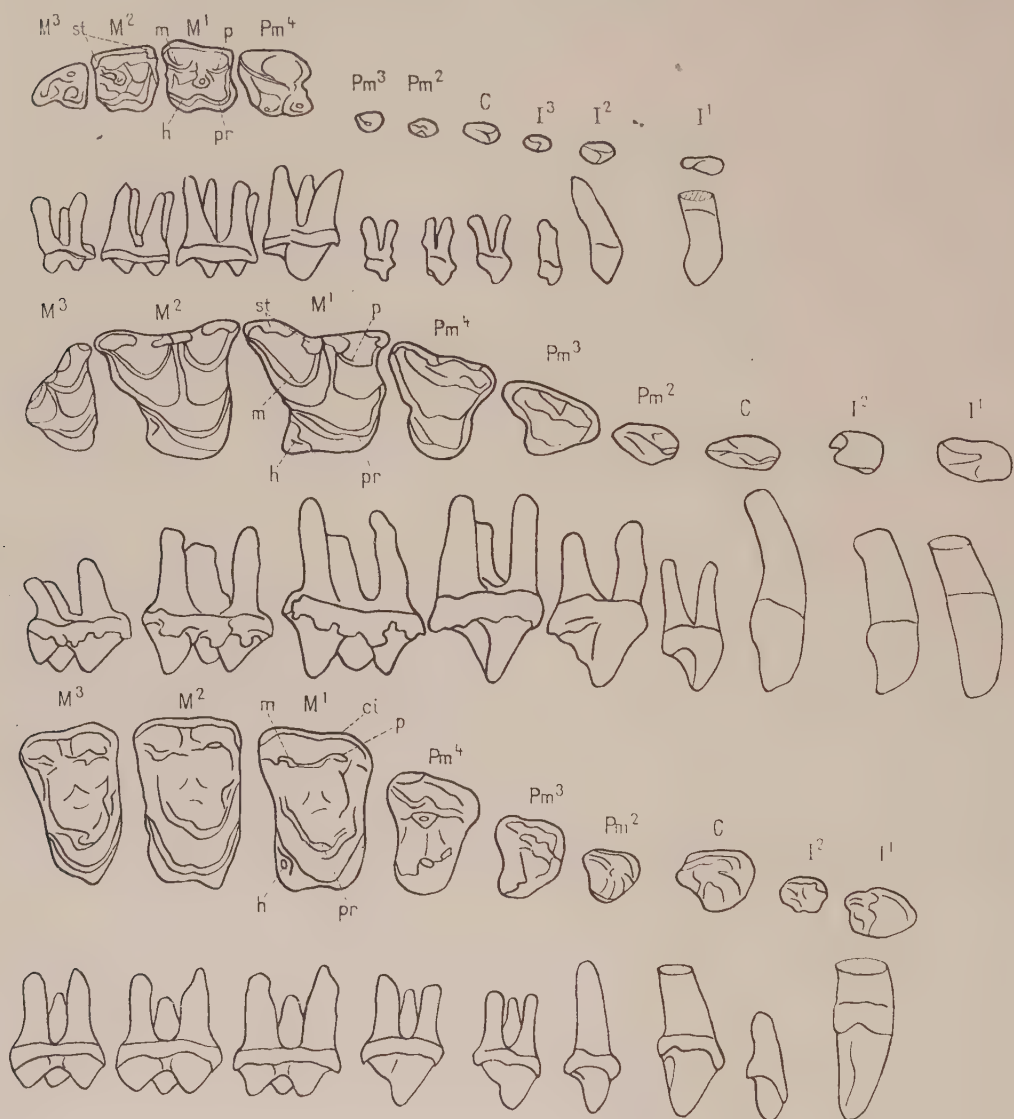


Fig. 15. — Dents de la mâchoire supérieure (vues par les faces occlusale et latérale). De haut en bas : *Neotetracus* ; *Tupaia* ; *Tarsius* ( $\times 7$  env.).

à l'exception de *Tarsius* chez qui elle reste uniradiculée. Mais nous observons de grandes variations de sa morphologie. Elle peut être : petite, plus courte que la canine (*Tupaia*, *Tarsius*) ; large avec deux cuspides, paracône et métacône (*Macroscelididae*) et de plus très comprimée latéralement (*Rhynchocyon*) ; ou très réduite,

possédant un tubercule antérieur et un postérieur rudimentaires ou atrophiés (*Neotetracus*).

*Pm*<sup>3</sup>. Cette dent possède :

— soit deux racines, elle est alors très réduite (*Neotetracus*), identique à la *Pm*<sup>2</sup> avec ses deux petits tubercules ;

— soit trois racines et devient alors submolariforme, avec un paracône, un métacône, un protocône et un hypocône bien développés (*Macroscelididae*) ou

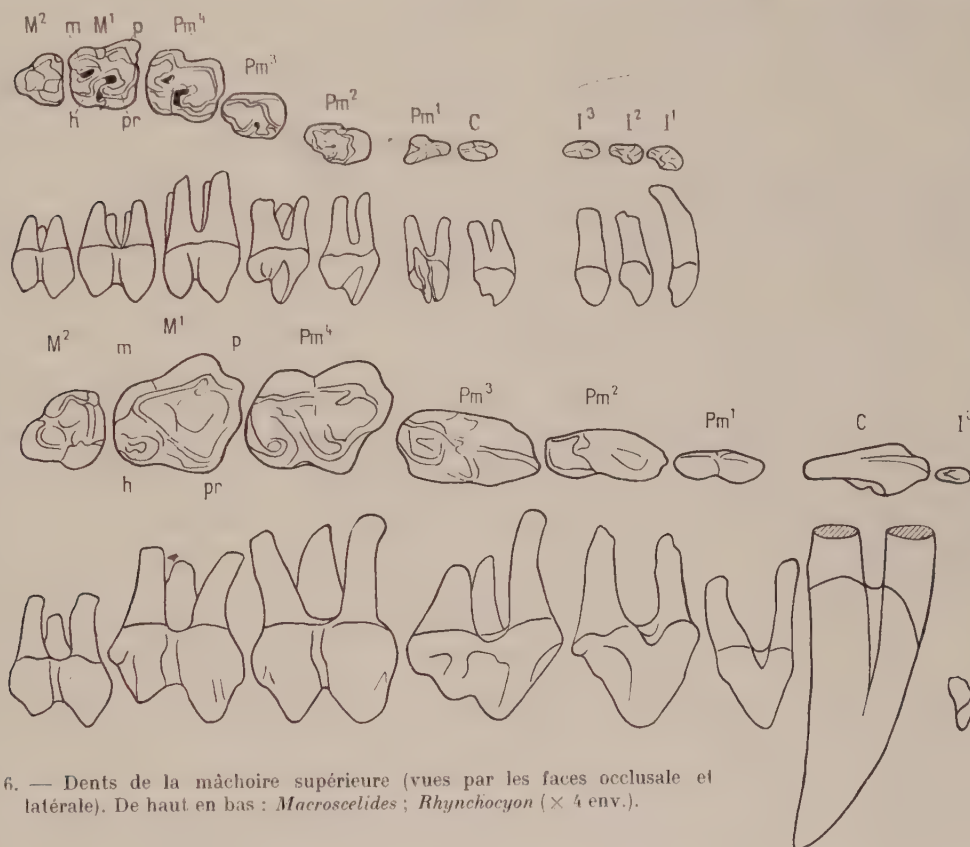


Fig. 16. — Dents de la mâchoire supérieure (vues par les faces occlusale et latérale). De haut en bas : *Macroscelides* ; *Rhynchocyon* ( $\times 4$  env.).

avec une surface coronale triangulaire, deux cuspides développées, des styles et un large cingulum (*Tupaia*), la rendant très semblable à celle de *Tarsius*.

*Pm*<sup>4</sup>. Elle possède :

— soit trois racines et peut avoir : un faible degré de molarisation, deux cuspides développées comme sur *Pm*<sup>3</sup>, un cingulum (*Tupaia*, *Tarsius*) et des styles (para-style, mésostyle, métastyle) (*Tupaia*) ; un haut degré de molarisation avec un paracône très développé, un métacône faible et un hypocône distinct du protocône lui donnant ainsi l'allure de la carnassière des Carnivores (*Neotetracus*) ; ou devenir complètement molariforme, quadrituberculée, subhypsondonte, sans cingulum ; les cuspides (paracône, métacône, protocône, hypocône,) également



développées, se joignent alors entre elles par des crêtes de type tœchodonte en forme de lambda couché ( $\lambda$ ) avec l'ouverture dirigée vers l'avant (*Rhynchocyon*); soit quatre racines, avec une morphologie semblable à celle de *Rhynchocyon*; les crêtes de type tœchodonte sont toutefois convexes vers l'avant (*Macroscelides*).

**MOLAIRES.** — Les molaires des types étudiés sont variables dans leur nombre, ainsi que dans leur morphologie. Nous rappellerons qu'il y en a seulement deux chez les *Macroscelididæ*, au lieu de trois dans tous les autres genres étudiés.

$M_1$ . Cette dent peut être :

— soit triradiculée, avec sa surface triturante de forme primitive, analogue à celle des Insectivores (*Centetes*); on y retrouve alors le trigone (paracône, métacône, protocône) auquel se sont adjoints un hypocône faible (*Tupaia*, *Tarsius*, *Lemuridæ*) et des styles issus du cingulum (parastyle, mésostyle souvent dédoublé et métastyle) (*Tupaia*); ou quadrituberculée subhypsodonte, avec l'hypocône aussi développé que les crêtes, de type tœchodonte, en forme de lambda couché ( $\lambda$ ) (*Rhynchocyon*);

— soit quadriradiculée; le dessin coronal quadrangulaire montre alors un paracône identique au métacône, un protocône et un hypocône très grands, des cuspides intermédiaires (métaconule, paraconule rudimentaire) et des styles (parastyle et métastyle) (*Neotetracus*); ou quadrituberculée, subhypsodonte, avec l'hypocône aussi développé que les cuspides du trigone : toutes les cuspides sont alors réunies par des crêtes de type tœchodonte identiques à celles de  $Pm^4$  (*Macroscelides*).

$M^2$ . Elle possède :

— soit trois racines, et se trouve alors identique à  $M^1$  précédemment décrite, chez *Tupaia*, *Tarsius* et les *Lemuridæ*; par contre, elle est réduite chez les *Macroscelididæ* (*Macroscelides*, *Rhynchocyon*) et ne comporte que trois cuspides seulement;

— soit quatre racines, et se trouve identique à  $M^1$  précédemment décrite chez *Neotetracus*.

$M^3$ . Cette molaire est absente chez tous les *Macroscelididæ* (*Macroscelides*, *Rhynchocyon*). Dans les types où elle existe, ses dimensions sont toujours réduites. Elle possède trois racines et reste identique à  $M^2$ , mais avec un hypocône très réduit (*Tupaia*, *Lemuridæ*), ou bien avec les deux cuspides postérieures (hypocône, métacône) fusionnées en une seule (*Neotetracus*).

Chez les *Erinaceinæ* (*Erinaceus*), cette dent est très réduite et ne possède que deux racines.

Par ses styles, *Tupaia* imite la condition de certains Insectivores, tels que *Talpa*, et forme le représentant typique (Butler, 1939) des Dilambdodontes par opposition aux Zalambdodontes. Cependant, un développement comparable du mésostyle, et même parfois du métastyle et du parastyle, se retrouve sur de nombreux

Primates fossiles et actuels : *Lemuroidea* (*Notharctus*, *Adapis*, *Propithecus*, *Haplemur*, *Indris*, *Avahi*) ; *Tarsioidea* (*Cænopithecus*, *Microchærus* et *Tarsius* parfois) ; *Simioidea* (*Hapale*, *Alouatta*).

Frechkop (1931) indique un mésostyle et un parastyle sur un exemplaire de *Rhynchocyon reichardi* que nous avons d'ailleurs examiné. Ce spécimen ne nous a pas révélé de bourrelet cingulaire, aussi la présence des styles semble pouvoir être attribuée à une variation spécifique ou individuelle, car nous ne les avons rencontrés sur aucun des six exemplaires de *Rhynchocyon cirnei* de nos collections. Ces styles font d'ailleurs penser aux cuspides accessoires que l'on observe chez les Ongulés ; la différenciation bilophodonte tendant à développer des styles (Bennejeant, 1936).

Le développement des styles semble être dû à un phénomène de convergence entre les Insectivores et les *Tupaidæ*. Chez ces derniers, ils représenteraient un caractère secondairement acquis. En effet, *Ptilocercus*, plus primitif que *Tupaia*, ne possède pas de styles, mais un large bourrelet cingulaire (Le Gros Clark, 1934). D'autre part, le développement du mésostyle se fait en corrélation avec le mouvement ental de la mandibule et avec la forme en V modifiée des paracônes et métacônes (Gregory, 1920).

Le degré de molarisation de  $Pm^4$  est beaucoup moins accentué chez *Tupaia* que chez les Insectivores. En effet, il existe chez le premier une grande différence dans la morphologie de  $Pm^4$  et de  $M^1$ . Cette transition brusque (Frechkop, 1932) oppose à ce point de vue *Tupaia* à *Chrysochloris*, où nous avons une transition graduelle.  $Pm^4$  de *Tupaia* se fixerait à un stade zalambdodonte identique à celui auquel restent les molaires de *Chrysochloris* ; tandis que les molaires de *Tupaia* acquièrent la forme dilambdodonte.

En résumé, la denture de la mâchoire supérieure des *Tupaidæ* se rapproche morphologiquement de celle des *Lemuridæ* — surtout par le dessin trituberculé de ses dents molariformes (1), — mais également de celle des Primates primitifs. Ceci fait dire à Le Gros Clark (1934) : « A part le faible degré de spécialisation du genre, la dentition des *Tupaidæ* dérive par de nombreux points de la dentition primordiale d'où a pu dériver celle des Lémuriens. »

Il existe néanmoins une certaine analogie des dents molariformes de *Tupaia* avec celles des Insectivores Dilambdodontes (*Talpa*) et Zalambdodontes (*Potamo-gale*, *Centetes*, *Solenodon*), ainsi que celles des Marsupiaux tels que *Didelphis* (Butler, 1939). Mais ici nous sommes en présence de phénomènes de convergence dus à un même mode de nutrition, la morphologie dentaire étant fonction de celui-ci.

(1) D'après LE GROS CLARK, 1934 : « the upper molar in the *Lemuridæ* are of typical tritubercular pattern ».

(2) Il semble que l'hypocône soit en réalité un pseudo-hypocône.

MACHOIRE SUPÉRIEURE	FORMULE DENTAIRE	
	<i>Neotetracus.</i>	<i>Rhynchocyon.</i>
	$I \frac{3}{3} \quad C \frac{1}{1} \quad Pm \frac{3}{3} \quad M \frac{3}{3}$	$I \frac{1-0}{3} \quad C \frac{1}{1} \quad Pm \frac{4}{4} \quad M \frac{2}{2}$
	INCISIVES	Absentes. La seule I de lait parfois conservée est I <sup>3</sup> . Très petite. 1 racine.
	CANINE	Petit diastème avec I <sup>3</sup> , petite, incisiforme. 2 racines.
	PRÉMOLAIRES	Pm <sup>1</sup> , absente. Pm <sup>2</sup> et Pm <sup>3</sup> > C, séparées les unes des autres, avec un tubercule antérieur et un postérieur rudimentaires ou atrophiés. 2 racines.  Pm <sup>4</sup> , grande et très haute. Triangulaire. 3 racines. Paracône très développé. Métacône plus faible. Protocône et hypocône distincts. Comparable à la carnassière, pas de métaconule ni protoconule.
	MOLAIRES	M <sup>1-2</sup> , quadrangulaires. Paracône = métacône. Protocône. Hypocône très grand. Métaconule, paraconule faible ou rudimentaire. Métastyle et parastyle. 4 racines.  I <sup>3</sup> , triangulaire. Réduite. 3 cuspides. Métacône et hypocône soudés. 3 racines.
		Pm <sup>1</sup> , < C, 2 racines. Pm <sup>2</sup> , étroite. Métacône } 2 racines. Paracône }  Pm <sup>3</sup> , submolariforme. Paracône } Métacône } 3 racines. Protocône } Hypocône } Pm <sup>4</sup> , quadrituberculée. Toechodonte, en forme de lambda couché. 3 racines. Molariforme sans cingulum.
		M <sup>1</sup> , quadrituberculée. Toechodonte. 3 racines.  M <sup>2</sup> , réduite. 3 racines.  M <sup>3</sup> , absente.
		Ressemble aux Périssodactyles.



## BLEAU IV

<i>Macroscelides.</i>	<i>Tupaia.</i>	<i>Tarsius.</i>
$I \frac{3}{3}$ $C \frac{1}{1}$ $Pm \frac{4}{4}$ $M \frac{2}{2}$	$I \frac{2}{3}$ $C \frac{1}{1}$ $Pm \frac{3}{3}$ $M \frac{3}{3}$	$I \frac{2}{1}$ $C \frac{1}{1}$ $Pm \frac{3}{3}$ $M \frac{3}{3}$
Petit diastème entre $I^2$ et $I^3$ . $I^1$ , $I^2$ et $I^3$ , prémolariformes. 1 racine.	Large diastème entre $I^1$ et $I^2$ . $I^1$ , styliforme. $I^2$ , caniniforme. 1 racine.	$I^1$ et $I^2$ , caniniformes avec cingulum. 1 racine.
Petit diastème avec $I^3$ , prémolariforme. 2 racines.	Large diastème avec $I^2$ . 1 racine.	Avec cingulum. 1 racine.
$Pm^1 = C$ , 2 racines, n'apparaît pas dans la dentition de lait. $Pm^2$ , large. Paracône { 2 racines. Métacône { $Pm^3$ , submolariforme. Paracône { Métacône { 3 racines. Protocône { Hypocône { $Pm^4$ , quadrituberculée subhypsodonte, de type tœchodonte, molariforme sans cingulum. 4 racines.	$Pm^1$ , absente. $Pm^2$ , < C, petite, simple. 2 racines. $Pm^3$ , triangulaire avec protocône, cingu- lum et styles. 3 racines. $Pm^4$ , avec protocône et cingulum, styles bien développés. Parastyle { Mésostyle { 3 racines. Métastyle {	$Pm^1$ , absente. $Pm^2$ , < C, petite, simple, cingulum large. 2 racines. $Pm^3$ , triangulaire avec protocône, cin- gulum large. 3 racines. $Pm^4$ , avec protocône, cingulum large et métaconule. 3 racines.
$M^1$ , quadrituberculée, subhypsodonte sans cingulum. Tœchodonte. 4 racines.  $M^2$ , réduite. 3 racines.  $M^3$ , absente.	$M^1$ et $M^2$ , trituberculées. Paracône { Métacône { 3 racines. Protocône { Hypocône faible { Styles développés. Parastyle, mésostyle, métastyle.  $M^3$ , réduite. 3 racines.	$M^1$ et $M^2$ , trituberculées. Paracône { Métacône { 3 racines. Protocône { Métaconule { Hypocône { Cingulum large.  $M^3$ , plus petite. 3 racines.
Ressemble aux Périssodactyles.	Formes très voisines des <i>Lemuroïdæ</i> .	

D'après le nombre de leurs racines, les dents molariformes des espèces étudiées se répartissent en deux catégories. D'une part, les dents triradiculées, qui possèdent une large racine linguale supportant le protocône et qui ont un hypocône réduit (2) (*Tupaia*, Prosimiens) ou un hypocône très développé (*Rhynchocyon*); dans ces deux cas, l'hypocône ne repose sur aucune racine. D'autre part, les dents quadriradiculées, qui possèdent une racine sous chaque cuspidé, dont deux linguales plus petites que la racine unique de la catégorie précédente (*Macroscelides*, *Neotetracus*). L'hypocône, qui est ici très développé, a une racine propre.

Nous retrouvons par cette particularité une étroite affinité entre *Tupaia* et les Prosimiens (*Lemur*, *Microcebus*, *Tarsius*).

Nous avons groupé sous forme de tableau comparatif (tableau IV) les différents caractères morphologiques de la denture supérieure de : *Neotetracus*, *Rhynchocyon*, *Macroscelides*, *Tupaia*, *Tarsius*.

Il ressort de ce tableau :

1° Que *Tupaia* se rapproche de *Tarsius* par la morphologie de ses dents supérieures. Les molaires sont les plus significatives à cet égard et la figure E donnée par Bennejeant (1936, p. 17), d'après Cope, Osborn, Gregory pour le type de molaire tarsiode, représente exactement la disposition des molaires de *Tupaia*.

2° Que *Tupaia* s'éloigne, par ces mêmes caractères et le faible degré de molarisation des prémolaires, des *Macroscelididae*. Ces derniers, d'après Frechkop (1931) et Friant (1935), ont des dents jugales morphologiquement semblables à celles des *Ungulata*. Cette similitude est saisissante entre les dents jugales de *Petrodomus* et celles de *Merychippus* (Frechkop, 1933).

3° Que *Tupaia* s'éloigne des *Erinaceidae* (*Neotetracus*), qui possèdent des dents jugales très spécialisées avec un haut degré de molarisation des prémolaires.

**Mâchoire inférieure** (fig. 17-18). — **INCISIVES**. — Elles ont une morphologie très différente d'un type à l'autre : très proclives avec  $I_3$  réduite chez *Tupaia*, elles ressemblent ainsi à celles des *Lemuridae* (1) (*Lemur*, *Microcebus*), mais, chez ces derniers,  $I_3$  n'existe pas ; coniques et petites chez *Macroscelides* avec  $I_2$  plus petite que  $I_1$  et  $I_3$  ; courtes et bilobées, d'égale hauteur, chez *Rhynchocyon* ; seule  $I_1$  chez *Neotetracus* est bien développée, cylindrique et spatulée, tandis que  $I_2$  et  $I_3$  sont très petites, non fonctionnelles, analogues à celles des *Talpidae* et des *Soricidae*. Dans tous les cas, les incisives ne possèdent qu'une racine.

**CANINES**. — La canine de *Tupaia* réunit trois caractères qui la font immédiatement reconnaître : elle est uniradiculée, elle dépasse en hauteur les dents voisines,  $I_3$  et  $Pm_2$ , elle s'implante à égale distance de ces deux dents, dont elle reste séparée

(1) Le genre *Tarsius* fait exception et ne possède qu'une seule incisive conique.

par un large diastème. Dans les genres *Rhynchocyon*, *Neotetracus* et *Macroscelides*, elle est plus basse que  $Pm_1$ . Chez les *Macroscelididæ*, elle possède deux racines ;

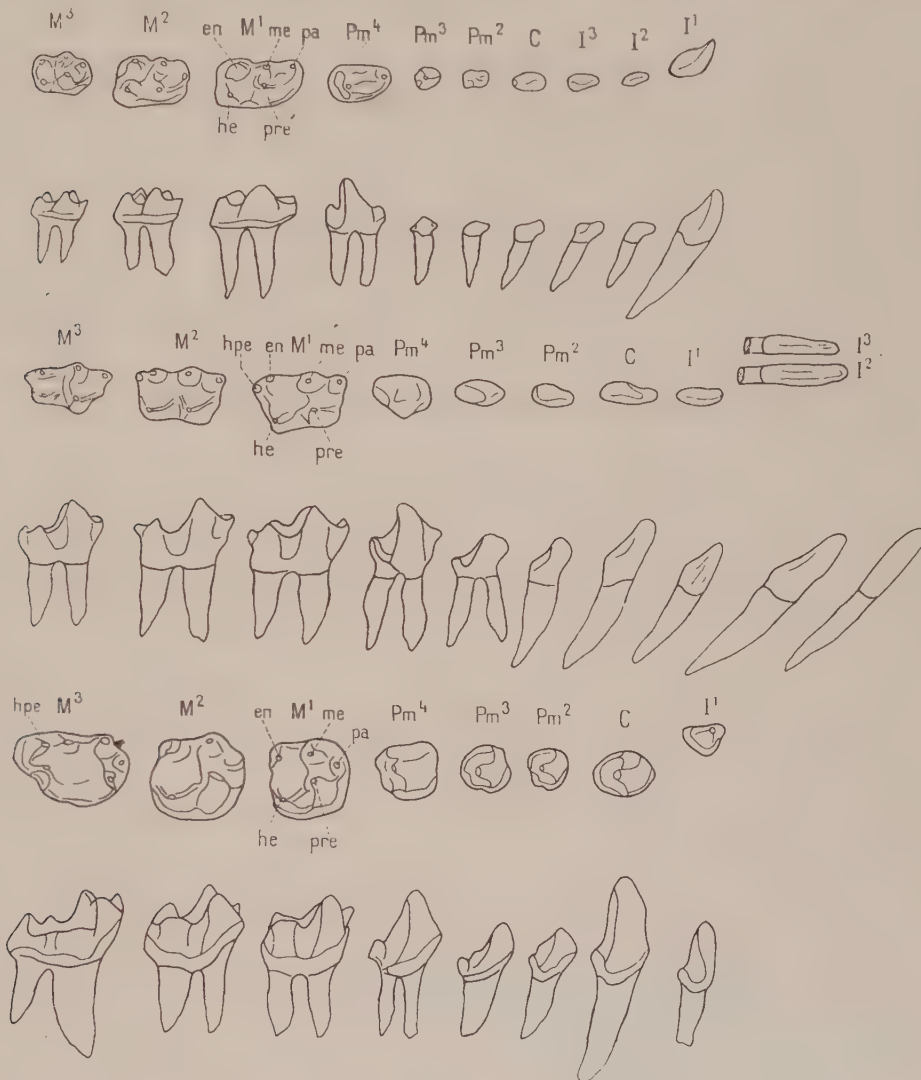


Fig. 17. — Dents de la mâchoire inférieure (vues par les faces occlusale et latérale). De haut en bas : *Neotetracus* ; *Tupaia* ; *Tarsius* ( $\times 7$  env.).

enfin, chez *Tarsius*, les diastèmes manquent, mais sa morphologie reste très voisine de celle de *Tupaia*.

**PRÉMO LAIRES.** —  $Pm_1$ . Dans les types où elle existe,  $Pm_1$  possède deux racines. Elle reste caniniforme (*Rhynchocyon*) ou petite avec une cuspidé principale et un petit denticule postérieur (*Macroscelides*).



*Pm<sub>2</sub>*. Elle possède :

— soit une racine, et peut être simple, avec un protoconide et un denticule postérieur, plus grande que *Pm<sub>3</sub>* et *Pm<sub>4</sub>* (*Tupaia*, *Tarsius*) ; ou très réduite, non fonctionnelle (*Neotetracus*) ;

— soit deux racines, avec deux cuspides bien développées (*Macroscelides*) ; ou caniniforme, plus grande que *Pm<sub>1</sub>*, comprimée transversalement, avec un grand protoconide et accessoirement un denticule antérieur et un postérieur (*Rhynchocyon*) (1).

*Pm<sub>3</sub>*. Sur *Pm<sub>3</sub>*, le denticule postérieur qui donnera naissance au talonide commence à se développer chez *Tupaia*, *Tarsius*, *Microcebus*, et à se détacher du protoconide. Le degré de molarisation de cette prémolaire est encore plus accentué chez les *Macroscelididae*, où le talonide, bien individualisé, possède un hypoconide et un entoconide.

Nous retrouvons également deux groupes distincts d'après le nombre des racines de cette dent.

1° Une racine, dent avec un protoconide bien développé qui s'étale dans sa partie antérieure, et un début de talonide (*Tupaia*, *Tarsius*, *Microcebus*) ; ou dent très réduite, non fonctionnelle (*Neotetracus*).

2° Deux racines, dent molarisée, subhypsodonte, plus grande que *Pm<sub>2</sub>* avec un paraconide réduit, un protoconide volumineux et un talonide distinct (*Macroscelididae*).

*Pm<sub>4</sub>*. Le degré de molarisation de cette dent s'accroît légèrement chez *Tupaia*, *Tarsius*, *Microcebus*, mais reste cependant beaucoup moins important que chez les *Macroscelididae*.

Dans chaque type elle possède deux racines, mais sa morphologie diffère d'un genre à l'autre. Elle peut être :

— soit faiblement molarisée, avec un talonide peu distinct et un gros protoconide (*Tarsius*) accompagné d'un faible denticule antérieur (*Microcebus*) ou d'un denticule bien développé (*Tupaia*) ;

— soit avec un talonide plus important et un protoconide très haut accompagné d'un denticule antérieur (*Neotetracus*) ;

— soit complètement molariforme, composée du trigonide avec les trois cuspides (paraconide, métaconide et protoconide) dans la partie antérieure, et du talonide avec deux cuspides (hypoconide et entoconide) dans la partie postérieure. Toutes ces cuspides sont sensiblement de la même hauteur, sauf le paraconide, qui est légèrement plus bas. Elles se relient entre elles par d'importantes crêtes courbes à concavité interne (*Macroscelididae*).

(1) Parmi les 6 exemplaires de *Rhynchocyon* que nous avons examinés, il s'en trouvait un qui possédait du côté droit de la mandibule 5 prémolaires. Les quatre premières étaient toutes identiques à *Pm<sub>1</sub>*.

**MOLAIRES.** — Les molaires des genres étudiés possèdent toutes deux racines.

$M_1$  et  $M_2$ . Les deux premières molaires possèdent, outre le trigonide primitif constitué par le paraconide, le métaconide et le protoconide, un large talonide comprenant trois cuspides : l'hypoconide, l'entoconide et l'hypoconulide (*Tupaia*) ; ou deux seulement, l'hypoconide et l'entoconide (*Tarsius*, *Neotetracus*, *Macroscelididae*). Chez *Neotetracus* et les *Macroscelididae*, toutes les cuspides sont d'égale hauteur, reliées entre elles — chez ces derniers seulement — par des crêtes courbes à concavité interne. Dans les autres cas, le trigonide est beaucoup plus élevé que le talonide. Quant au paraconide, il disparaît chez les *Lemuridae* et les *Loriscidae*.

$M_3$ . Dans les formes où elle existe, cette molaire peut être :

— soit plus petite que  $M_2$  (*Tupaia*, *Lemur*, *Microcebus*, *Neotetracus*) ;

— soit plus allongée (*Tarsius*).

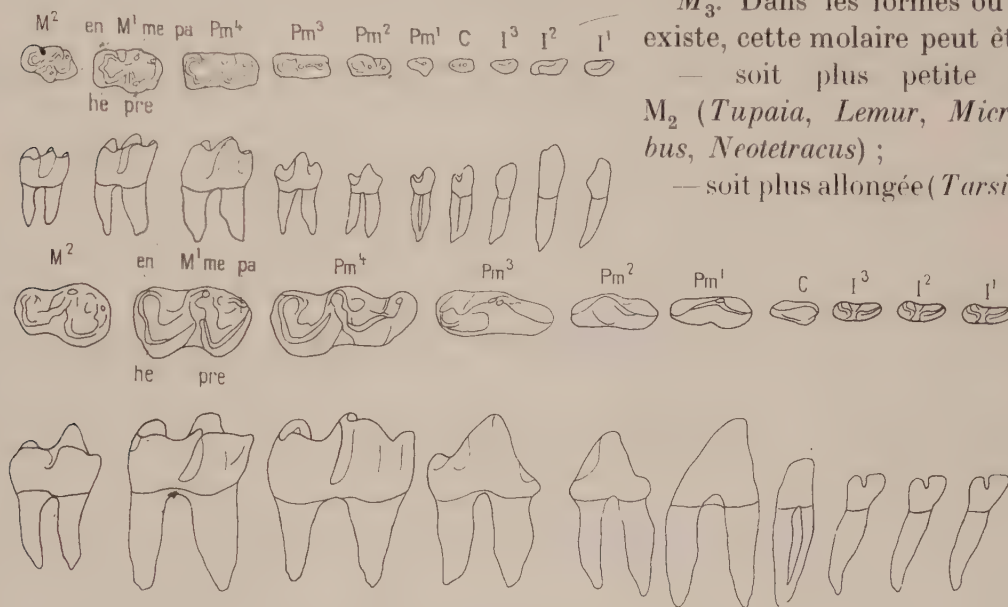


Fig. 18. — Dents de la mâchoire inférieure (vues par les faces occlusale et latérale). De haut en bas : *Macroscelides* ; *Rhynchocyon* ( $\times 4$  env.).

Le talonide comprend, en plus des deux cuspides : hypoconide et entoconide, un hypoconulide, d'une manière constante chez *Tupaia*, *Tarsius* et *Microcebus*. Dans les autres cas, le talonide reste simple avec l'hypoconide et l'entoconide.

De même que sur les molaires précédentes,  $M_1$  et  $M_2$ , le paraconide a disparu chez les *Lemuridae*.

Les cuspides du talonide arrivent au même niveau que celles du trigonide chez *Neotetracus* et les *Macroscelididae*, contrairement à *Tupaia*, où nous retrouvons, comme chez tous les Prosimiens, un talonide plus bas que le trigonide.

Comme précédemment, nous avons groupé sous forme d'un tableau comparatif (tableau V) les différents caractères morphologiques de la denture inférieure de : *Neotetracus*, *Rhynchocyon*, *Macroscelides*, *Tupaia* et *Tarsius*.

TABLEAU V

MACHOIRE INFÉRIEURE		<i>Neotetracus.</i>	<i>Rhynchocyon.</i>
	INCISIVES	I <sub>1</sub> , cylindrique. I <sub>2</sub> , très petite. I <sub>3</sub> , non fonctionnelle. 1 racine.	I <sub>1</sub> , I <sub>2</sub> et I <sub>3</sub> , courtes, bilobées. 1 racine.
	CANINES	C, très réduite, non fonctionnelle. 1 racine.	C, petite, < Pm <sub>2</sub> , > I <sub>3</sub> . Diastème. 2 racines.
	PRÉMOLAIRES	Pm <sub>1</sub> , absente.  Pm <sub>2</sub> , très réduite, non fonctionnelle. 1 racine.  Pm <sub>3</sub> , très réduite, non fonctionnelle. 1 racine.  Pm <sub>4</sub> , 2 cuspides, dont 1 protoconide et talonide. 2 racines.	Pm <sub>1</sub> , caniniforme. 2 racines.  Pm <sub>2</sub> , caniniforme > Pm <sub>1</sub> . 3 cuspides, dont 1 protoconide. 2 racines.  Pm <sub>3</sub> > Pm <sub>2</sub> , paraconide, protoconide et talonide avec entoconide et hypoconide. Molariforme. 2 racines.  Pm <sub>4</sub> , molariforme, trigonide, talonide avec entoconide et hypoconide, cuspides reliées par des crêtes courbes à concavité interne. 2 racines.
	MOLAIRES	M <sub>1</sub> et M <sub>2</sub> , trigonide, talonide avec 2 cuspides, entoconide, hypoconide. 2 racines.  M <sub>3</sub> , réduite. Trigonide et talonide avec 2 cuspides, entoconide, hypoconide. 2 racines.	M <sub>1</sub> et M <sub>2</sub> , trigonide, talonide avec 2 cuspides, entoconide, hypoconide. Toutes les cuspides sont reliées par des crêtes courbes à concavité interne. 2 racines.  M <sub>2</sub> , réduite. 2 racines.  M <sub>3</sub> , absente.



TABLEAU V

<i>Macroscelides.</i>	<i>Tupaia.</i>	<i>Tarsius.</i>
$I_1, I_2$ et $I_3$ , coniques, petites. 1 racine.	$I_1, I_2$ et $I_3$ , proclives, tranchantes. 1 racine.	$I_1$ conique. 1 seule incisive. 1 racine.
C, réduite. Prémolariforme. 2 racines.	$C > I_3$ et $Pm_2$ , large diastème. 1 racine.	$C > I_3$ et $Pm_2$ , pas de diastème. 1 racine.
$Pm_1$ , petite. 2 cuspides dont 1 protoconide. 2 racines.	$Pm_1$ , absente.	$Pm_1$ , absente.
$Pm_2$ , 2 cuspides dont 1 protoconide. 2 racines	$Pm_2$ , simple, $< Pm_3$ et $Pm_4$ . 2 cuspides, dont 1 protoconide. 1 racine.	$Pm_2$ , simple, $< Pm_3$ et $Pm_4$ . 2 cuspides dont 1 protoconide. 1 racine.
$Pm_3 > Pm_2$ , paraconide, protoconide et talonide avec entoconide et hypoconide. Molariforme. 2 racines.	$Pm_3$ , 2 cuspides dont 1 protoconide. Cuspide postérieure plus développée. 1 racine.	$Pm_3$ , 2 cuspides dont 1 protoconide. Cuspide postérieure plus développée. 1 racine.
$Pm_4$ , molariforme, trigonide, talonide avec entoconide et hypoconide, cuspides reliées par des crêtes courbes à concavité interne. 2 racines.	$Pm_4$ , 2 cuspides avec protoconide et talonide. 2 racines.	$Pm_4$ , 2 cuspides avec protoconide et faible talonide. 2 racines.
$M_1$ et $M_2$ , trigonide et talonide avec 2 cuspides, entoconide, hypoconide. Toutes les cuspides sont reliées par des crêtes courbes à concavité interne. 2 racines.	$M_1$ et $M_2$ , trigonide et talonide avec 3 cuspides, entoconide, hypoconide, hypoconulide. 2 racines.	$M_1$ et $M_2$ , trigonide et talonide avec 2 cuspides, entoconide, hypoconide. 2 racines.
$M_2$ , réduite. 2 racines.		
$M_3$ , absente.	$M_3$ , réduite. Trigonide et talonide avec 3 cuspides, entoconide, hypoconide, hypoconulide. 2 racines.	$M_3 > M_2$ . Trigonide et talonide avec 3 cuspides, entoconide, hypoconide, hypoconulide. 2 racines.

Il ressort de ce tableau que *Tupaia* se rapproche remarquablement des Prosimiens :

- 1° Par ses incisives très proclives typiquement lémuriennes ;
- 2° Par la morphologie des molaires sur lesquelles existe un hypoconulide, qui subsiste par ailleurs sur la troisième molaire, chez *Tarsius* et certains *Lemuridæ* fossiles et actuels [Bennejeant (1936) le cite à titre d'anomalie chez *Lemur catta* sur les deux premières vraies molaires];
- 3° Par le faible degré de molarisation des prémolaires ;
- 4° Par l'abaissement considérable du talonide par rapport au trigonide.

Certains de ces caractères peuvent se retrouver séparément ou groupés chez certains Insectivores. Par exemple : l'abaissement du talonide (*Centetes*, *Potamogale*, *Selenodon*), mais alors le talonide est très incomplet, formé d'une seule

cuspid ; ou bien l'abaissement du talonide et la présence d'un hypoconulide (*Sorex*), les molaires sont alors très semblables à celles de *Tupaia*. Dans ces deux cas, l'architecture du crâne est vraiment trop différente pour que nous puissions penser à autre chose qu'à des phénomènes de convergence.

D'ailleurs, nous retrouvons également, dans les molaires de *Tupaia*, une similitude avec celles de type didelphoïde des Mammifères primitifs (*Didelphys*, *Dasyurus*), mais ici encore nous ne devons voir que des phénomènes de convergence.

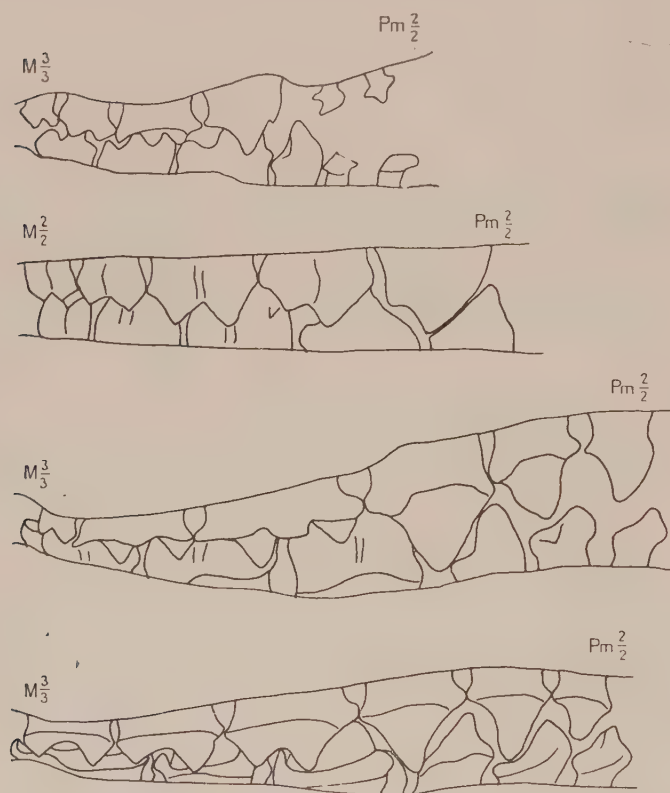


Fig. 19. — Mode d'occlusion des dents molariformes en vue latérale. De haut en bas : *Neotetracus* ; *Rhynchocyon* ; *Tupaia* ; *Tarsius*. Côté droit.

vue latérale (fig. 19) viennent au contact l'une de l'autre, de manière que les dents soient ajustées du côté lingual. Les dents de la mandibule étant plus étroites que celles de la mâchoire supérieure, ces dernières débordent donc du côté vestibulaire, ainsi les cuspides externes (styles, paracône, métacône)

#### Occlusion des deux mâchoires (Dents molariformes).

— Pour toutes les espèces étudiées, les mâchoires en

ne reposent pas sur les dents inférieures. L'engrènement se fait exclusivement entre les dents de la mandibule et les cuspidés internes des dents supérieures. D'autre part, chaque dent molariforme supérieure est à cheval sur deux dents inférieures de telle façon que la partie antérieure (protocône) d'une dent supérieure s'encastre dans le talonide de la dent inférieure. Toutefois, chez *Neotetracus* et *Rhynchocyon*, représentant les Insectivores, le protocône s'encastre moins dans le talonide, et le chevauchement des dents supérieures sur les dents inférieures est beaucoup plus faible que chez *Tupaia* et *Tarsius*. Nous avons ainsi deux modes distincts d'occlusion.

Si l'on superpose schématiquement la face occlusale des dents molariformes des deux mâchoires dans leur position normale (fig. 20), nous observons également deux types d'occlusion distincts pour les espèces étudiées, correspondant aux deux modes précédents.

1° Chez *Tupaia* et *Tarsius*, le protocône vient s'encastrer dans le talonide, mais le trigonide ne

vient pas au contact des dents supérieures — sauf le paraconide qui bute contre l'hypocône — et se loge dans la cavité intermédiaire entre deux dents successives.

2° Chez *Neotetracus* et *Rhynchocyon*, le protocône s'encastre plus faiblement dans le talonide, l'hypocône vient dans le trigonide.

Par le mode d'occlusion des dents molariformes, *Tupaia* se rapproche des Prosi-

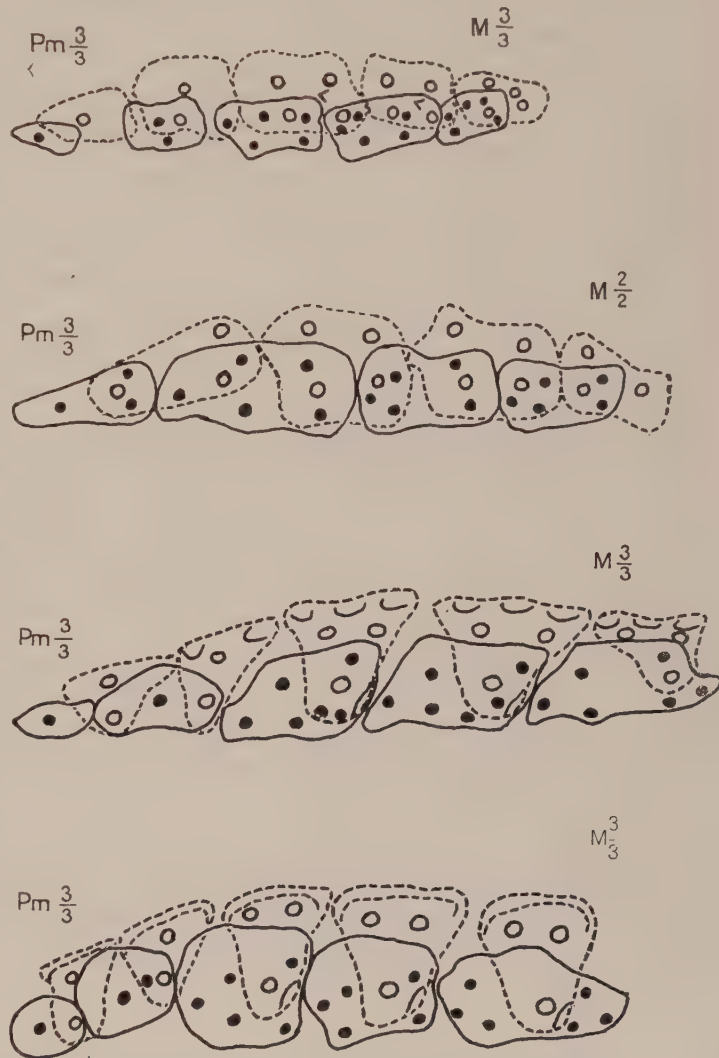


Fig. 20. — Superposition des faces occlusales des dents molariformes supérieures et inférieures (en pointillé, dents supérieures). De haut en bas : *Neotetracus* ; *Rhynchocyon* ; *Tupaia* ; *Tarsius*. Côté droit.



miens (*Tarsius*, *Lemur*, *Microcebus*, *Cheirogale*) et diffère des Insectivores (*Macroscelididæ*, *Erinaceidæ*).

**Mouvement des mâchoires.** — Les tubercules vestibulaires (paracône, métacône) des dents molariformes supérieures restant en dehors des dents de la mandibule, mais s'engrenant tangentiellement avec les bords externes de leurs cuspides vestibulaires (protoconide, hypoconide), servent par le mouvement ental de la mandibule à cisailer la nourriture ; tandis que les tubercules internes (protocône et hypocône) des dents supérieures, s'engrenant complètement à l'intérieur du talonide et parfois du trigonide, servent à broyer (R. Anthony, 1935-1937).

Les dents antérieures retiennent les proies ou ne sont pas fonctionnelles, comme chez certains *Erinaceidæ* (*Neotetracus*, *Hylomys*).

**Ordre éruptif des dents définitives.** — L'ordre éruptif des dents permanentes a une signification phylogénétique certaine. Dans le groupe des Mammifères les plus évolués, et principalement les Primates, on observe un retard de plus en plus grand dans l'éruption des arrière-molaires, ce retard étant maximum chez l'Homme. Inversement, lorsque l'éruption des molaires monophysaires se produit avant celle des autres dents permanentes, on est à coup sûr en présence d'une disposition archaïque. *Tupaia* (Bennejeant, 1936) montre précisément cette dernière modalité (1). Et comme les Insectivores, dont le système dentaire est le mieux connu (*Centetidæ*, et *Urothricus* dans le groupe des *Talpidæ*), montrent un ordre d'éruption analogue (Bennejeant, 1937), on pourrait croire qu'à ce point de vue *Tupaia* se rapproche davantage des Insectivores que des Primates. Mais, tout dernièrement, Della Serra (1952) a observé le même phénomène chez un Singe Platyrrhinien, *Aotus* (2). De sorte que l'ordre d'éruption des dents permanentes ne saurait servir d'argument pour inclure *Tupaia* dans les Insectivores. La précocité d'éruption des arrière-molaires peut s'interpréter comme une propriété primitive, également présente à la base des deux ordres des Insectivores et des Primates (3).

(1) P. 69. « Une radiographie faite sur des hémicrânes et des hémimandibules droites et gauches de *Tupaia ferruginea*, en plein remplacement dentaire, nous montre que le décalage des vraies molaires n'est pas encore commencé chez eux et que ces dents sont contemporaines de la dentition lactéale. » L'ordre d'éruption des dents définitives a pour formule chez *Tupaia* :  $M_1^1$ ,  $M_2^2$ ,  $M_3^3$ ,  $I_1^1$ ,  $I_2^2$ ,  $I_3^3$ , C,  $Pm_2^2$ ,  $Pm_3^3$ ,  $Pm_4^4$  (voir Pl. III, fig. 1).

(2) Cet ordre d'éruption a été prouvé d'une manière formelle sur 9 jeunes individus du genre *Aotus* par l'examen radiographique. Les trois arrière-molaires font leur percée avant la première incisive permanente. Cet ordre éruptif est représenté par la formule  $M^1$ ,  $M^2$ ,  $M^3$ ,  $I^1$ ,  $I^2$ ,  $Pm^3$ ,  $Pm^2$ ,  $Pm^1$ , C.

(3) Ce type d'éruption avait été reconnu à titre hypothétique chez les Primates par Schultz (1935) comme propre aux Primates les plus primitifs et représenté par la formule primordiale  $M^1$ ,  $M^2$ ,  $M^3$ ,  $I^1$ ,  $I^2$ ,  $Pm^1$ ,  $Pm^2$ ,  $Pm^3$ , C.

2<sup>o</sup> CAVITÉS NAALES.

Les deux cavités nasales sont séparées par une très mince cloison osseuse médiane, le vomer. Les os qui limitent extérieurement les cavités nasales sont, d'avant en arrière, les prémaxillaires et les maxillaires supérieurs ; en haut, les os nasaux.

Chaque cavité nasale s'ouvre en avant par un orifice antérieur et en arrière par un orifice postérieur ou choane. En outre, elle présente à son intérieur de nombreuses chambres annexes tortueuses constituées par les cornets.

**Prémaxillaires.** — Chaque prémaxillaire s'étale largement sur le côté latéral de la face chez *Tupaia*, ainsi que chez les Insectivores. Il se réduit chez *Lemur* et ne vient pas au contact de l'os nasal. Malgré son grand développement chez *Tupaia*, il diffère cependant de celui des Insectivores par la forme de la suture prémaxillo-maxillaire. En effet, chez *Neotetracus*, *Rhynchocyon*, *Macroscelides*, la suture prémaxillo-maxillaire est oblique vers l'arrière, et le prémaxillaire engage sa partie supéro-postérieure comme un coin entre l'os nasal et le maxillaire. Par contre, chez *Tupaia*, la direction de cette suture est normale à l'os nasal.

**Maxillaires supérieurs.** — Chaque maxillaire supérieur, moins important chez *Tupaia* que chez les Insectivores, comme nous l'avons remarqué dans la première partie de cet exposé, se rapproche cependant de ces derniers par l'allure de son bord inférieur ou bord alvéolaire. Ce bord se relève notablement entre la première molaire et la suture prémaxillo-maxillaire. Il reste rectiligne et horizontal chez *Lemur*. La partie latérale moyenne du maxillaire supérieur, très spécialisé, de *Rhynchocyon*, forme une profonde fosse sous-orbitaire allongée, au fond de laquelle débouche le canal sous-orbitaire. Ce caractère se retrouve chez les *Suidæ*. Par son diamètre réduit, le trou sous-orbitaire de *Tupaia* et de *Lemur* diffère énormément de celui des Insectivores, chez lesquels, très large, il offre une pluralité d'orifices débouchant dans le canal sous-orbitaire (*Rhynchocyon*, *Erinaceus*, *Echinosorex*, *Hylomys*).

**Os nasaux.** — Chaque os nasal devient, en corrélation avec la réduction de la face constatée chez *Tupaia*, plus large et plus court que chez les Insectivores, semblable à celui de *Lemur*. Il est plan, rectangulaire, tandis que, dans la majorité des Insectivores (*Erinaceidæ*, *Centetidæ*, *Talpidæ*, *Rhynchocyon*), il devient convexe, et s'élargit dans le milieu, par son bord externe, puis se dilate faiblement à son extrémité antérieure après avoir subi un fort rétrécissement. La suture fronto-nasale, très oblique en arrière sur la suture médio-nasale chez les Insectivores, devient normale à cette dernière chez *Tupaia*. Chez *Macroscelides*, l'os nasal est rectangulaire, mais très long et étroit ; il aboutit en arrière au niveau du bord

antérieur de l'orbite, comme chez tous les Insectivores, tandis que, chez *Tupaia* et *Lemur*, il lui est très antérieur (1).

**Orifice antérieur des fosses nasales** (fig. 21). — La forme de cet orifice, très variable d'un genre à l'autre, nous montre cependant un rétrécissement de son diamètre transverse, très accentué dans la partie inférieure chez *Tupaia* et les Prosimiens, par rapport aux Insectivores.



Fig. 21. — Orifice antérieur des fosses nasales. De gauche à droite : *Neotetracus* ; *Macroscelides* ; *Rhynchocyon* ; *Tupaia* ; *Lemur*.

**Orifice postérieur des fosses nasales (choanes).** — Chez *Tupaia* comme chez *Lemur*, le bord postérieur du vomer s'articule avec le

bec ou rostre du sphénoïde qui atteint, d'autre part, le bord postérieur de la lame horizontale du palatin et se continue sur le basisphénoïde par une crête médiane (Hovelaque, 1934) ou sagittale (Augier, 1931) bien développée. Les deux choanes sont bien séparés, jusqu'au bord postérieur du palatin, par le bec du sphénoïde. Chez tous les Insectivores, cette disposition n'existe pas, les choanes forment un orifice unique, en arrière du bord postérieur des lames horizontales des palatins. De plus, la crête médiane et le bec du sphénoïde n'apparaissent pas sur le basisphénoïde.

**Cornets** (fig. 22, Pl. I, fig. 1 et 4; Pl. III, fig. 1 et 5). — La nomenclature proposée par Kollmann et Papin (1925) permet de diviser les cornets d'après leurs connexions en deux groupes :

1° le maxilloturbinal, en rapport étroit avec le maxillaire supérieur ;

2° les ethmoturbinaux, qui s'insèrent sur l'ethmoïde. Le premier des ethmoturbinaux est le nasoturbinal, les autres forment les endoturbinaux ou cornets principaux, et les ectoturbinaux ou cornets accessoires, qui se développent entre les précédents et sont généralement masqués par eux.

Le maxilloturbinal de *Tupaia*, relativement simple, se compose d'une lame légèrement recourbée, de faible hauteur, mais très allongée. Son bord postérieur arrive au niveau de M<sup>2</sup>. Chez les *Lemuroidea*, il est très variable d'une famille à l'autre (Kollmann et Papin, 1925). Le genre *Lemur* que nous prendrons comme type de comparaison montre un maxilloturbinal doublement enroulé, de grande hauteur, et dont la partie postérieure se prolonge le plus souvent assez loin dans le canal naso-pharyngien. Il ressemble ainsi à celui des Insectivores, où chez *Erinaceus*, par exemple, très plissé, très haut, il s'étend vers l'arrière jusqu'au niveau de M<sup>1</sup>.

(1) Chez *Ptilocercus*, plus primitif que *Tupaia*, le bord postérieur des os nasaux se situe au niveau du bord antérieur de l'orbite (Le Gros Clark, 1926, p. 1192).



Le nasoturbinal, situé à la face inférieure de l'os nasal, possède chez *Tupaia* une morphologie intermédiaire entre celles de *Lemur* et d'*Erinaceus*. Très large et très étendu, tant dans sa partie antérieure (*agger-nasi*) que dans sa partie postérieure enroulée (apophyse unciforme), il arrive vers l'avant au niveau de  $Pm^1$  chez *Eri-*



Fig. 22. — Coupe sagittale des fosses nasales montrant la disposition des cornets. De haut en bas : *Tupaia* ; *Erinaceus* ; *Lemur*. — 1, 2, 3, 4 : endoturbinaux.

*naceus*. Il devient étroit, très allongé, et sa partie antérieure (*agger-nasi*), légèrement déprimée, s'étend jusqu'au niveau de  $I^1$  chez *Tupaia* ; tandis que, chez *Lemur*, il est beaucoup moins développé, l'*agger-nasi*, très réduit, arrivant au niveau de  $Pm^2$ .

L'endoturbinal II se divise en deux lames formant deux enroulements séparés, l'un antérieur, l'autre postérieur, chez *Tupaia*, *Erinaceus* et *Lemur*. La morpho-

logie de ces deux lames reste semblable dans ces trois genres. La plus antérieure arrive au niveau de  $I^1$  chez *Tupaia* et de  $Pm^2$  chez *Lemur* et *Erinaceus*. Le deuxième enroulement, triangulaire, forme une simple bulle de petite taille dans les trois types ; il se trouve au niveau de  $Pm^4$  chez *Tupaia* et de  $M^1$  chez *Lemur* et *Erinaceus*.

L'endoturbinal III, un peu plus grand que le précédent, sensiblement quadrilatère, se compose d'une seule lame située au niveau de  $M^1$  chez *Tupaia* et *Lemur*, tandis qu'il devient très ramifié et beaucoup plus complexe, situé au niveau de  $M^2$  chez *Erinaceus*.

L'endoturbinal IV, qui obstrue partiellement l'orifice du sinus sphénoïdal, est simple et bulleux chez *Tupaia*, mais bifurqué chez *Erinaceus*.

Des coupes frontales pratiquées chez *Ptilocercus* et *Tupaia* indiquent qu'il y a seulement deux ectoturbinaux bulleux chez les *Tupaidæ* (Le Gros Clark, 1926) comme chez *Lemur*. Le premier situé entre les endoturbinaux I et II, le second entre les endoturbinaux II et III. Par contre, chez *Erinaceus*, il en existe trois : le premier situé entre les endoturbinaux I et II, le second entre les endoturbinaux II et III, le troisième près de la suture fronto-orbitosphénoïdale. Les deux premiers sont bifurqués (Butler, 1948).

Par cet ensemble de caractères et la moindre complication des cornets, *Tupaia* se rapproche de *Lemur*. La muqueuse nasale offre donc une plus grande surface chez les Insectivores que chez *Tupaia* et les *Lemuridæ*. Ce phénomène est en rapport avec la diminution du sens de l'olfaction observé chez *Tupaia* et mis en évidence par la diminution de l'aire olfactive du cerveau, compensée par un accroissement de l'aire visuelle (Le Gros Clark, 1924, a).

Récemment, dans une étude sur les cartilages palatins et l'organe de Jacobson d'un embryon de *Galago senegalensis*, Eloff (1951) met en évidence une étroite ressemblance avec ceux des *Tupaidæ*. Le point le plus significatif semble la présence d'une petite — mais distincte — « *lamina horizontalis* (Sturm) » ou « *outer-bar* (Broom) » du cartilage de Jacobson. La comparaison de ce cartilage chez *Galago* et *Tupaia* indique une étroite ressemblance de sa morphologie et de ses relations. Dans les deux cas, il apparaît juste derrière l'ouverture de l'organe de Jacobson dans le canal naso-pharyngien. Cependant, d'après Broom (1915), il semble que l'organe de Jacobson de *Tupaia* et des *Macroscelididæ* se rapproche du type marsupial et s'éloigne du type insectivore.

### 3° CAVITÉS ORBITAIRES.

Dans l'étude de chacune des deux cavités orbitaires, nous examinerons :

- a. Les limites de l'orbite ;
- b. L'assemblage des os constituant la paroi interne de l'orbite ;
- c. Les orifices.

a. **Limites de l'orbite** (fig. 23). — L'orbite peut être comparée à un cône très incomplet, à base antérieure, et formé principalement par le frontal, le lacrymal, le maxillaire, le malaire.

Le frontal n'émet pas de rebord sus-orbitaire chez les Insectivores, sauf *Rhynchocyon*, où il devient très large. Dans ce genre seulement, le rebord orbitaire se constitue en arrière par le pariétal, qui crée ainsi une apophyse post-orbitaire. Cette apophyse appartient intégralement au pariétal et non au frontal, comme à l'habitude. Cette disposition se retrouve chez les Hyracoïdés (*Procavia*).

Le rebord sus-orbitaire, très net chez *Tupaia*, se termine en arrière par une apophyse post-orbitaire importante, issue du frontal, qui vient au contact de l'os malaire, comme chez *Lemur*. On retrouve cependant parmi les Insectivores une très faible apophyse post-orbitaire chez *Neotetracus* et *Hylomys*.

Le lacrymal de *Tupaia* s'étend largement sur la face comme chez *Lemur* et rappelle celui de *Centetes* et de *Rhynchocyon*, tandis que, chez d'autres Insectivores (*Erinaceidæ*, *Macroscelidinae*, *Solenodontidæ*), son expansion reste très réduite. Toutefois, il n'y a pas de limite distincte entre la *pars facialis* et la *pars orbitalis* chez les *Centetidæ* et les *Solenodontidæ*. D'autre part (Muller, 1935), il manque chez de nombreux Insectivores (*Potamogalidæ*, *Oryzorictidæ*, *Soricidæ*) et n'est pas constant chez les *Chrysochloridæ* et les *Talpidae*. Le bord orbitaire du lacrymal présente chez les *Tupaidæ* une ou plusieurs apophyses marginales très distinctes qui se retrouvent, moins importantes, chez les *Macroscelididæ*, les *Echinosoricinæ* (*Echinosorex*, *Neotetracus*, *Hylomys*) et parfois chez *Erinaceus*. Ces apophyses n'existent pas chez *Lemur*, où le lacrymal possède un bord orbitaire légèrement déprimé.

Le maxillaire supérieur participe faiblement au bord de l'orbite chez *Tupaia* et chez *Lemur*.

Il vient s'encaster en arrière à la manière d'un coin dont seule l'extrême pointe arrive sur le bord orbitaire entre le lacrymal et le malaire. Sa participation

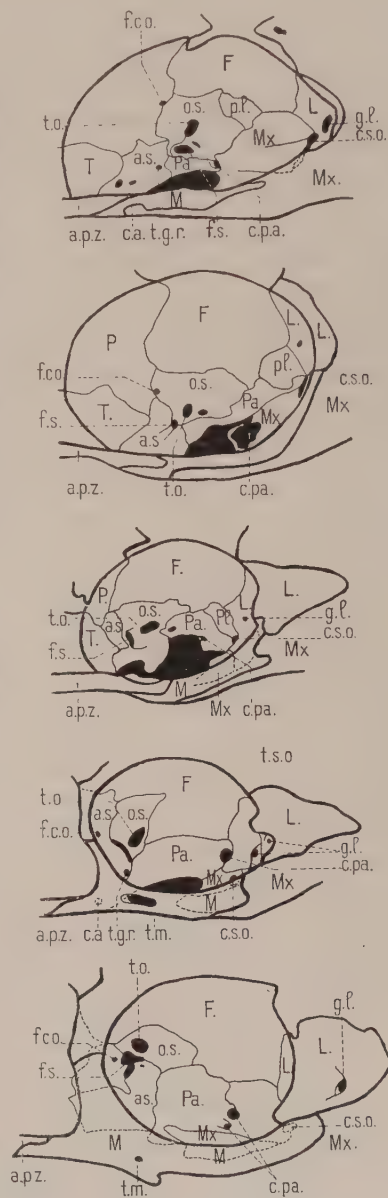


Fig. 23. — Région orbitaire montrant les limites de l'orbite, ses orifices, l'assemblage des os constituant sa paroi interne. De haut en bas : *Neotetracus* ; *Macroscelides* ; *Rhynchocyon* ; *Tupaia* ; *Lemur*.



au bord de l'orbite devient importante chez les Insectivores, sauf chez les *Macroscelididæ*, où il n'entre pas dans sa constitution.

La présence du malaire ou jugal n'est pas constante parmi les Insectivores et de nombreuses familles ont une arcade zygomatique incomplète : *Centetidæ*, *Potamogalidæ*, *Solenodontidæ*, *Soricidæ*. Malgré une arcade zygomatique complète, Muller (1935) note son absence possible chez les *Chrysochloridæ*. Chez les *Erinaceidæ* et les *Macroscelidinæ* (*Macroscelides*, *Petrodromus*), le maxillaire supérieur vient au contact de l'apophyse zygomatique du temporal et le malaire se trouve placé comme une écaille latérale à cheval sur les deux. Le malaire, très court chez les *Erinaceidæ*, laisse ainsi une grande participation du maxillaire au bord de l'orbite. Chez les *Macroscelididæ*, il s'allonge dans sa partie antérieure et vient au contact du lacrymal en se superposant au maxillaire supérieur. Il forme ainsi le

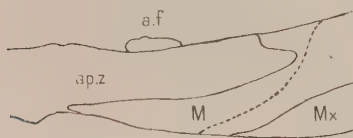


Fig. 24. — Portion de l'arcade zygomatique de *Rhynchocyon* montrant le contact maxillo-temporal (en pointillé) sous l'os malaire, et la position de l'apophyse frontale du malaire.

bord inféro-antérieur de l'orbite. Chez *Tupaia*, il possède trois caractères qui le font immédiatement reconnaître et le rendent semblable à celui de *Lemur* :

— il est largement développé et constitue le bord inféro-postérieur de l'orbite ;

— il possède une apophyse frontale (ou apophyse orbitaire) qui vient au contact de l'apophyse post-orbitaire du frontal (dont il est séparé par la suture frontomalaire) et ferme ainsi complètement l'orbite à sa base. Cette apophyse n'existe pas chez

les Insectivores ; seul un petit tubercule — plus ou moins développé suivant les individus — vient limiter l'orbite dans la région inféro-postérieure chez les *Macroscelididæ* ;

— il émet une longue apophyse temporale qui s'articule avec l'apophyse zygomatique par la suture zygomatoco-malaire. Cette apophyse temporale n'existe pas chez les Insectivores (*Erinaceidæ*, *Macroscelididæ*) et la suture zygomatoco-malaire devient complexe par suite du contact maxillo-temporal sous l'écaille du malaire. L'apophyse zygomatique pénètre alors à l'intérieur du malaire en avant de l'apophyse frontale précédemment décrite chez les *Macroscelididæ*. Celle-ci apparaît en vue latérale comme un îlot au-dessus de l'apophyse zygomatique (fig. 24).

En résumé, nous observons dans la morphologie du bord orbitaire deux groupes très distincts : *Tupaia* et *Lemur*, d'une part, où l'orbite est complètement fermée et présente une participation importante du malaire (jugal) ; tous les Insectivores, d'autre part, chez lesquels l'orbite reste ouvert dans la partie postérieure avec un malaire plus ou moins développé (*Erinaceidæ*, *Macroscelididæ*) ou même absent (*Centetidæ*, *Potamogalidæ*, *Solenodontidæ*, *Soricidæ*).

**b. Paroi orbitaire interne** (fig. 23). — L'assemblage des os constituant la paroi interne de l'orbite des Insectivores varie suivant les familles. Muller (1935), en

essayant de rapprocher les caractères communs, distingue trois groupes :

1. Les *Tupaidæ* et les *Macroscelididæ* forment un groupe ayant conservé de nombreux caractères primitifs (lacrymal très étendu, contact palato-lacrymal, absence ou faible contact entre l'alisphénoïde et le frontal).

2. Les *Talpidæ* et les *Soricidæ* forment un groupe présentant une large participation du maxillaire dans la constitution de l'orbite ; avec une grande réduction du lacrymal, un grand développement de l'alisphénoïde qui offre un large contact avec le frontal, un grand contact fronto-temporal.

3. Les *Centetidæ*, les *Erinaceidæ* et les *Solenodontidæ* forment un groupe montrant un grand développement du maxillaire dans la partie médiane de l'orbite. Il n'est pas homogène et très difficile à caractériser.

Cette division n'est pas très satisfaisante et Muller (1935) conclut qu'il n'existe pas de caractère général permettant de définir la paroi orbitaire de type Insectivore. Aussi, allons-nous essayer, en reprenant cette étude et d'après nos observations personnelles, de déterminer quelles sont les affinités de la paroi orbitaire de *Tupaia*.

Les os les plus importants — par leurs rapports — qui entrent dans la constitution de la paroi orbitaire sont : le maxillaire supérieur, le palatin, l'alisphénoïde, le pariétal et l'ethmoïde.

Dans les groupes 2 et 3 de Muller, le maxillaire supérieur participe pour une grande part à la constitution de la paroi orbitaire. Il possède un large contact avec le frontal dans toutes les familles, sauf chez les *Talpidæ*, où l'ampleur du contact est variable et parfois très réduite suivant l'importance de l'orbitosphénoïde. Il sépare le palatin du lacrymal, lorsque ce dernier existe. Le palatin apparaît à la partie inférieure de la paroi orbitaire comme une lame de dimensions réduites, sans contact avec le frontal dans l'ensemble de ces deux groupes, sauf dans les familles très spécialisées (*Centetidæ*, *Solenodontidæ* et *Potamogalidæ*). Mais ici le contact palato-frontal est discutable. En effet, chez les *Centetidæ*, où le palatin semble divisé transversalement en deux par le maxillaire et l'alisphénoïde, Muller (1935) ne peut déterminer avec certitude si la partie supérieure appartient au palatin ou à l'orbitosphénoïde. De même chez les *Solenodontidæ*, Muller indique un contact palato-frontal sur certains individus lorsque l'orbitosphénoïde n'arrive pas au contact du maxillaire ; tandis que Gregory (1910) admet chez les mêmes individus la présence du vomer. N'y aurait-il pas dans ces deux cas apparition de l'ethmoïde dans la paroi orbitaire ? Chez les *Potamogalidæ*, il existe un contact palato-frontal, mais alors le palatin forme le plancher de l'orbite et non exclusivement la paroi verticale.

Le pariétal prend une grande part à la constitution de la paroi orbitaire dans toutes les familles de ces deux groupes.

Pour nous résumer, les groupes 2 et 3 de Muller, représentant typiquement les Insectivores, présentent dans la paroi orbitaire une grande participation du maxil-

laire, avec contact maxillo-frontal, une participation réduite du palatin sans contact avec le frontal, et une large participation du pariétal. Ce dispositif est celui rencontré chez *Neotetracus*, mais chez ce dernier, ainsi que sur *Erinaceus* et *Hylomys*, nous avons observé entre l'orbitosphénoïde et le maxillaire supérieur la présence d'un os intermédiaire. Cette pièce osseuse, comme nous l'avons récemment démontré (R. Saban, 1953) en examinant la paroi orbitaire interne du genre *Erinaceus*, correspond à l'ethmoïde (os planum). Une coupe frontale pratiquée en

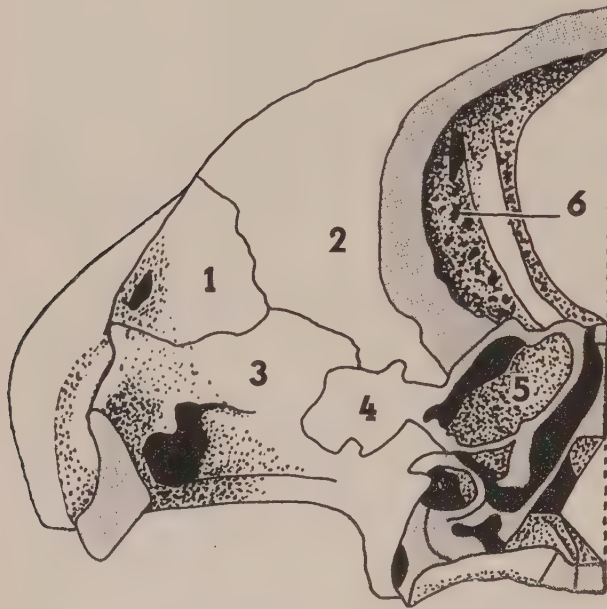


Fig. 25. — Perspective cavalière de la coupe frontale pratiquée chez *Erinaceus*, montrant les connexions de l'os planum. 1, lacrymal ; 2, frontal ; 3, maxillaire supérieur ; 4, ethmoïde (os planum) ; 5, bulle ethmoïdale ; 6, lame criblée de l'ethmoïde.

ralement de la lame criblée et se retourne à sa partie inférieure pour constituer la bulle ethmoïdale (fig. 25). Dans le groupe 1 de Muller les caractères invoqués pour le rapprochement des *Tupaidæ* avec les *Macroscelididæ* semblent de peu de valeur et également critiquables. Chez les *Macroscelididæ*, nous retrouvons comme chez *Neotetracus* la présence de l'ethmoïde entre le palatin et le lacrymal. Le palatin est ainsi séparé du lacrymal et le contact palato-frontal devient très réduit chez *Petrodromus*, *Macroscelides* et *Rhynchocyon* (fig. 23). Seule la séparation de l'alisphénoïde du frontal, ou son faible contact, peut être retenue comme caractère commun avec

les *Tupaidæ* ; mais elle ne s'opère pas de la même façon, car, chez les *Macroscelididæ*, ces deux os sont séparés par le pariétal, tandis que ce dernier n'apparaît pas dans la constitution de la paroi orbitaire des *Tupaidæ*. De plus, chez les *Macroscelididæ*, le maxillaire supérieur occupe une large place à la partie inférieure de la paroi orbitaire (plancher de l'orbite).

Si, au contraire, nous comparons la paroi orbitaire de *Tupaia* à celle du genre *Lemur*, nous retrouvons un agencement identique des os qui la constituent. Il existe un large contact palato-frontal, sur plus de la moitié de la longueur de la paroi interne de l'orbite (Kollmann, 1925 ; Wood-Jones, 1917 b). Dans la partie antérieure de l'orbite, le palatin est au contact du lacrymal, et son bord inférieur touche le maxillaire. Le malaire intervient dans la constitution du plancher de l'orbite et masque une grande partie du maxillaire, ce qui n'existe pas chez les Insectivores.



Dans la partie postérieure, le pariétal n'entre plus dans la formation de la paroi interne de l'orbite, comme c'était le cas chez tous les Insectivores (fig. 23). L'os planum n'apparaît chez aucun sujet adulte, mais il existerait chez le jeune *Lemur* et se souderait très tôt au palatin (Forsyth Major, 1901), ainsi que chez *Tupaia*, au stade fœtal de 38 mm (Carlsson, 1922).

Cette identité de structure (1) de la paroi orbitaire interne donne un argument important en faveur des affinités de *Tupaia* avec le genre *Lemur* et l'éloigne ainsi de tous les Insectivores, y compris les *Macroscelididæ*.

**c. Orifices** (fig. 23). — ORIFICE MALAIRE. — Cet orifice, absent chez les Insectivores, se rencontre, d'une manière constante, sur tous les *Tupaidæ* et les Primates.

Chez de nombreux *Tupaidæ*, par son très grand diamètre, il rappelle plus nettement l'orifice malaire des Singes Platyrrhiniens (*Atelidæ*) et des Prosimiens (*Haplemur*). Dans cet orifice passe un paquet vasculo-nerveux se caractérisant (J. Anthony, 1946 b) « par : 1<sup>o</sup> l'anastomose des branches terminales du nerf orbitaire avec la branche temporo-faciale du nerf facial, soit directement (branche postérieure), soit par l'intermédiaire d'un plexus (branche moyenne) ; 2<sup>o</sup> l'anastomose de l'artère lacrymale avec l'artère transversale de la face ».

**TROU SUS-ORBITAIRE.** — Ce foramen, présent chez *Tupaia*, ne se rencontre jamais chez les Insectivores ni chez les Lémuriens, où le canal sus-orbitaire se réduit à une simple échancrure.

**GOUTTIÈRE LACRYMALE.** — L'orifice orbitaire de la gouttière lacrymale reste à l'intérieur de l'orbite, sur le lacrymal, plus ou moins près du bord orbitaire dans l'ensemble des Insectivores (*Rhynchocyon*, *Macroscelides*, *Neotetracus*). Chez *Neotetracus*, comme dans tous les *Erinaceidæ*, il se dédouble parfois et devient très proche du bord orbitaire. Son déplacement vers l'extérieur de l'orbite s'accroît chez *Tupaia* (2), où, toujours dédoublé, il se situe sur le bord orbitaire même (faiblement déprimé à cet endroit) pour venir enfin se placer sur la *pars facialis* du lacrymal chez *Lemur* (fig. 23).

**CANAL SOUS-ORBITAIRE.** — L'orifice orbitaire de ce canal suit le mouvement de la gouttière lacrymale et se déplace également vers le bord orbitaire en diminuant de section des Insectivores aux *Tupaidæ* et aux *Lemuridæ*.

**TROU OPTIQUE.** — De dimensions réduites chez les Insectivores *Lipotyphla*, le trou optique s'élargit énormément chez les *Macroscelididæ*, *Tupaia* et les *Lemu-*

(1) Confirmée par l'étude de la région orbitaire de *Ptilocercus* (Le Gros Clark, 1926, p. 1199).

(2) D'après Le Gros Clark (1926 p. 1194) : le trou lacrymal de *Ptilocercus* est simple, mais situé en avant du bord orbitaire.

*ridæ*, corrélativement à l'accroissement de l'acuité visuelle due à l'adaptation à la vie crépusculaire ou nocturne. En vue latérale, le trou optique, la fente sphénoïdale et le trou ovale sont dans un même plan horizontal chez les *Macroscelididæ*. Le trou optique et la fente sphénoïdale se relèvent légèrement au-dessus du trou ovale chez *Neotetracus*. Ce mouvement d'ascension s'accroît de plus en plus chez *Tupaia* et *Lemur* parallèlement à l'élargissement du crâne cérébral et à la formation d'une paroi postérieure de l'orbite dans ces deux derniers groupes (fig. 23).

CANAL ALISPHÉNOÏDE. — A la base du trou grand rond existe chez *Tupaia* le canal alisphénoïde qui traverse l'apophyse ptérygoïde dans sa partie postérieure et débouche en avant du trou ovale. Ce canal n'est pas constant chez les *Erinaceidæ*, mais se rencontre sur tous les *Macroscelidinæ* examinés (*Petrodromus*, *Macroscelides*).

FORAMEN CRANIO-ORBITAIRE. — Cet orifice, situé dans la partie supéro-postérieure de la cavité orbitaire chez les *Erinaceidæ*, descend graduellement dans la partie postérieure de l'orbite chez les *Macroscelidinæ*, les *Tupaidæ* et les *Lemuridæ*. Chez les *Erinaceidæ*, très au-dessus et en avant du trou optique, il débouche dans le frontal (*Erinaceus*), dans la suture fronto-orbitosphénoïde (*Echinosoricinæ*) ou pariéto-orbitosphénoïde (*Neotetracus*) ; tandis que nous le voyons, latéralement en arrière de la fente sphénoïdale, dans la suture entre l'alisphénoïde et l'orbitosphénoïde chez les *Macroscelidinæ*, les *Tupaidæ* et les *Lemuridæ* (cet orifice n'existe pas chez *Rhynchocyon*). Il se rapproche de plus en plus de la fente sphénoïdale et du trou optique dans ces derniers groupes. Ce phénomène est lié à l'élargissement du crâne cérébral qui, au cours de l'évolution, déplace l'orifice crânio-orbitaire vers l'extérieur en l'abaissant.

ANGLE DE L'AXE OPTIQUE AVEC LE PLAN SAGITTAL MÉDIAN. — Le canal optique des Insectivores et des Prosimiens étant fort court et souvent simplement représenté par un orifice, nous avons matérialisé l'axe optique par la droite joignant cet orifice au centre du plan de base de l'orbite limité par le contour orbitaire. La détermination du centre de l'orbite n'est possible que sur les genres dont le bord orbitaire est nettement délimité ; aussi avons-nous choisi, parmi les Insectivores, *Rhynchocyon* pour le comparer à *Tupaia*. Quant aux Primates, tous ont l'orbite complètement fermée, ce qui ne présente aucune difficulté. La mesure de l'angle a été effectuée sur des radiographies prises en *norma verticalis*, la base du crâne se projetant sur le film. La suture palatine médiane figure le plan sagittal. Nous avons repéré le centre de l'orbite sur la projection de son grand axe. La droite joignant ce point au trou optique représente l'axe optique.

La valeur moyenne de l'angle formé par l'axe optique et le plan sagittal correspond à :

<i>Rhynchocyon</i> .....	70°
<i>Tupaia</i> .....	50°
<i>Lemur</i> .....	33°

Ces résultats peuvent être rapprochés de ceux obtenus par Hartmann (1923) pour l'Homme et les Singes Catarhiniens :

Semnopithèque .....	32°
Macaque .....	22°
Gynocéphale .....	20°
Cercopithèque .....	18°
Anthropomorphes .....	25°-31°
Homme .....	36°

D'après ces chiffres, par lesquels *Tupaia* se rapproche des Primates, nous observons une diminution de la valeur de l'angle liée au déplacement vers l'avant des orbites, des Insectivores aux Primates inférieurs ; les valeurs extrêmes étant 70° pour *Rhynchocyon* et 18° pour le Cercopithèque. Ensuite l'angle augmente à nouveau des Anthropomorphes à l'Homme, où il atteint 36°. Ce nouvel accroissement de l'angle peut être dû en partie à l'augmentation du diamètre des orbites, ayant pour conséquence d'écarter le centre de chaque orbite du plan sagittal.

En résumé, la cavité orbitaire de *Tupaia* offre de grandes affinités avec celles des Lémuriens d'après de nombreux caractères dont les principaux sont : la fermeture de la partie postérieure de l'orbite, le grand développement de l'os malaire, le large contact palato-frontal dans la paroi interne de l'orbite, la migration des orifices antérieurs de l'orbite vers le bord externe, la valeur de l'angle que fait l'axe optique avec le plan sagittal.

## B. — CRANE CÉRÉBRAL

### HIATUS PARIÉTAL ET BASCULE OCCIPITALE.

Pour la comparaison des crânes, la méthode vestibulaire, élaborée progressivement par Girard (1910 *a, b*), Perez (1922), Delattre et Daele (1950) nous semble la plus rationnelle dans l'état actuel de nos connaissances, par la fixité reconnue de ses plans de référence. Ces plans, au nombre de trois (deux verticaux et un horizontal), perpendiculaires entre eux, se définissent ainsi : le premier est le plan sagittal médian ; le second, ou plan vestibulaire horizontal, passe par la moitié antérieure des canaux semi-circulaires externes ; le troisième, ou plan frontal vestibulaire, perpendiculaire aux deux précédents, passe par l'axe vestibien de Perez (axe qui joint le sommet des deux canaux semi-circulaires externes). Le



plan sagittal médian s'impose sans la moindre difficulté et reste naturellement invariable; les deux autres (plan horizontal et plan frontal), perpendiculaires entre eux, offrent la même propriété, car nous savons (Anthony et Saban, 1951; Saban, 1952) que le canal semi-circulaire externe — par lequel passe le plan horizontal — reste fixe dans sa moitié antérieure au cours de l'évolution des Mammifères. En appliquant cette méthode de comparaison à l'étude de l'évolution des Mammifères, Delattre (1951) constate au cours de cette évolution un phénomène de « bascule » (rotation) de la partie postérieure du crâne (1) (« bascule occipitale »).

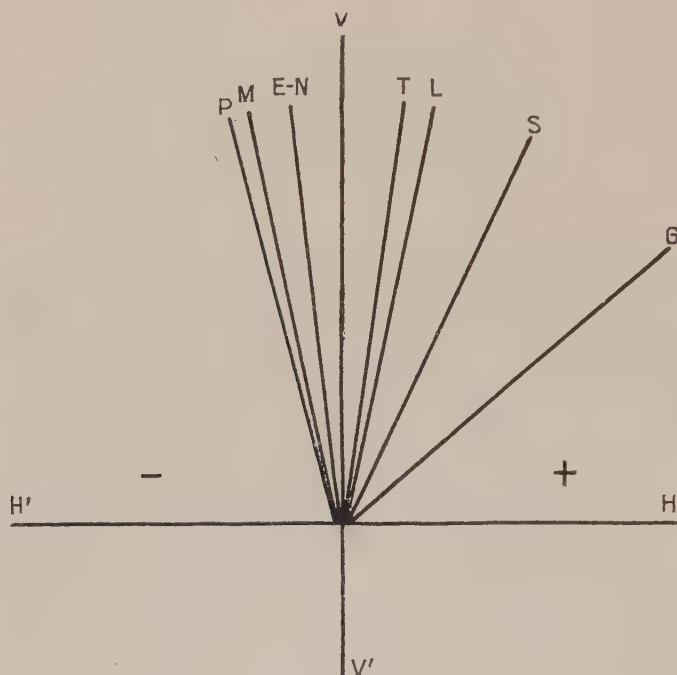


Fig. 26. — Diagramme représentant les valeurs corrigées de l'hiatus (endinion). E, *Erinaceus*; G, *Gorilla*; L, *Lemur*; M, *Macrosclides*; N, *Neotetracus*; P, *Potamogale*; S, *Semnopithecus*; T, — *Tupaia*. H-H' trace du plan vestibulaire horizontal; V-V', trace du plan vestibulaire frontal.

gration de l'inion (inion externe) ou de l'endinion (inion interne). Cette mesure s'effectue par rapport au plan frontal vestibulaire qui sert de référence. Nous choisirons le déplacement de l'endinion dans nos mesures, car il est moins soumis que l'inion aux influences externes, musculaires principalement.

En corrélation avec ce phénomène, le trou occipital (*foramen magnum*) suit le même mouvement, il se déplace vers l'arrière et se situe de plus en plus sous le crâne. L'angle occipito-vestibulaire ou foraminien formé par l'inclinaison du plan

Nous ne pouvons voir en ce phénomène qu'une répercussion de la tendance évolutive générale vers l'acquisition d'un plus grand cerveau. Ce déploiement de la voûte crânienne, que l'on observe au cours de l'évolution, s'opère principalement dans la région postérieure des pariétaux, qui font basculer ainsi l'occipital en arrière. Il se crée donc dans la région pariétale un secteur ayant la forme d'un coin : l'« hiatus » de Delattre, limité en avant par le plan frontal vestibulaire et en arrière par l'inion, facilement repérable sur l'occipital. Ainsi le déplacement qu'a subi l'occipital peut être mesuré par la mi-

(A suivre.)

(1) Ce phénomène est d'ailleurs en corrélation étroite avec le déploiement et la rotation du lobe occipital du cerveau chez les Primates, observé par Anthony, 1946 a, 1950, 1952.

# TABLE DES MATIERES

DU TOME XLII

Jean PIVETEAU. — Introduction.....	I
Marthe DEFLANDRE-RIGAUD. — Les sclérites d'Alcyonaires fossiles éléments d'une classification .....	1-24
Robert HOFFSTETTER. — Contribution à l'étude des <i>Orophodontoidea</i> , Gravigrades cuirassés de la Patagonie .....	25-64
J.-P. LEHMAN. — Compléments à l'étude des genres <i>Ecrinesomus</i> et <i>Bobasatrania</i> de Madagascar .....	65-94
Tilly EDINGER. — Objets et résultats de la Paléoneurologie .....	95-116
Colette DECHASEAUX. — Moulages endocraniens naturels de Microchiroptères fossiles ..	117-137
Jean PIVETEAU. — L'Encéphale de l' <i>Hadropithecus</i> , Lémurien subfossile de Madagascar.	139-150
C. GUTH. — Contribution à la connaissance de l'os temporal de <i>Scelidotherium</i> Owen ...	151-168
Roger SABAN. — Les affinités du genre <i>Tupaia</i> Raffles 1821, d'après les caractères morphologiques de la tête osseuse .....	169-224
(A suivre.)	





MASSON ET C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS,  
Libraires de l'Académie de Médecine,  
120, boul. Saint-Germain, Paris (VI<sup>e</sup>).  
Dépôt légal : N° 2373, 1<sup>er</sup> trim. 1957.

MARCA REGISTRADA

Imprimé en France.

6619-2-57. — Imprimerie C R É T É  
Paris, Corbeil-Essones.

## Sclérites d'Alcyonaires.

### PLANCHE I

Toutes les figures  $\times 280$  environ, excepté 1-2  $\times 188$  environ. Pour chaque spécimen il est donné une microphotographie en lumière naturelle et une en lumière polarisée, nicols croisés, le sclérite étant placé dans la position oblique la plus favorable.

Les références BX 9, BX 10, etc., correspondent aux préparations types de la collection du Laboratoire de Micropaléontologie de l'École Pratique des Hautes Études, Paris.

Fig. 1-2. — *Micralcyonarites vulgaris* Defl.-Rig. Holotype BX 9. Spécimen dont la partie centrale fibreuse est infiltrée d'air.

Fig. 3-4. — *Micralcyonarites vulgaris* Defl.-Rig. Paratype BX 14.

Fig. 5-6. — *Micralcyonarites vulgaris* Defl.-Rig. Paratype BX 14. Protubérances tendant vers la disposition en verticilles.

Fig. 7-8. — *Micralcyonarites robustus* Defl.-Rig. Holotype BX 10.

Fig. 9-10. — *Micralcyonarites robustus* Defl.-Rig. Paratype BX 9.

Fig. 11-12. — *Micralcyonarites gallicus* Defl.-Rig. Holotype BN 90.

Fig. 13-14. — *Micralcyonarites speciosus* Defl.-Rig. Holotype BX 19.

1-10 et 13-14 : Miocène moyen, Balcombien, Balcombe Bay, Victoria, Australie.

11-12 : Éocène moyen, Lutétien, Fleury-la-Rivière (Marne), France.

---



1



2



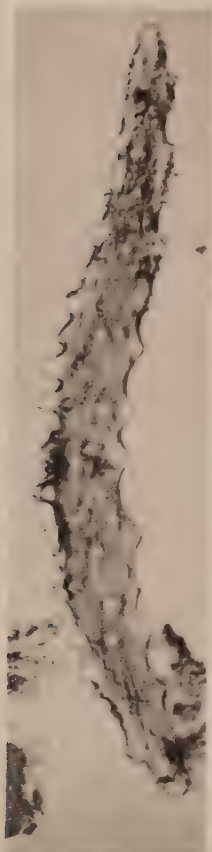
7



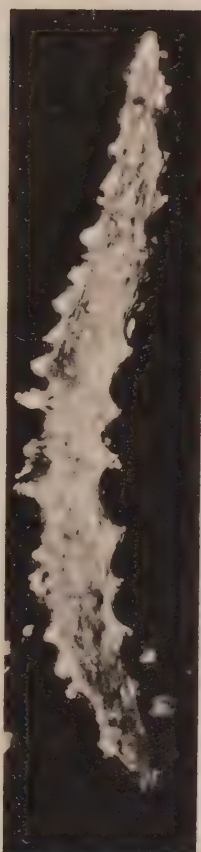
8



11



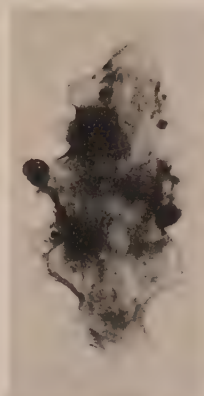
3



4



5



9



12



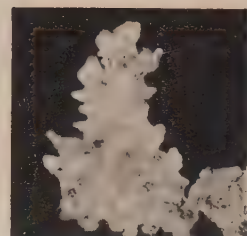
13



6



10



14

Microphotographies G. et M. Deflandre.

Phototypie Duval.

# MICRALCYONARITES

Masson et Cie, Éditeurs.







**Sclérites d'Alcyonaires.**

PLANCHE II

Toutes les figures  $\times 280$  environ.

- Fig. 1-2. — *Micralcyonarites pedigerus* Defl.-Rig. Paratype BX 14.  
Fig. 3-4. — *Micralcyonarites perverrucosus* Defl.-Rig. Holotype BX 8.  
Fig. 5-6. — *Micralcyonarites conjunctus* cent. nov. Holotype BX 10.  
Fig. 7-8. — *Micralcyonarites clava* Defl.-Rig. Holotype BX 16.  
Fig. 9-10. — *Micralcyonarites alloiteau* Defl.-Rig. Holotype BX 20.  
Fig. 11-12. — *Micralcyonarites* cf. *alloiteau* Defl.-Rig. Paratype BX 13, montrant une sorte de canal axial bien différencié.  
Fig. 13-14. — *Micralcyonarites corallioides* Defl.-Rig. Holotype BX 10.  
Fig. 15-16. — *Micralcyonarites verticillatus* Defl.-Rig. Holotype BX 17.  
Fig. 17-18. — *Micralcyonarites cornutitergum* Defl.-Rig. Holotype BX 16.

1-18 : Miocène moyen, Balcombien, Balcombe Bay, Victoria, Australie.

---





Microphotographies G. et M. Deflandre.

Phototypie Duval.

# MICRALCYONARITES

Masson et Cie, Éditeurs.







**Sclérites d'Alcyonaires  
et Neanthozoïtes.**

PLANCHE III

Toutes les figures  $\times 280$  environ, excepté 3-6  $\times 188$  environ.

- Fig. 1-2. — *Micralcyonarites fusunculus* Defl.-Rig. Holotype BX 6.  
Fig. 3-4. — *Micralcyonarites fusticulus* Defl.-Rig. Holotype BX 14. Spécimen un peu détérioré à l'extrémité inférieure.  
Fig. 5-6. — *Micralcyonarites scopula* Defl.-Rig. Holotype BX 17.  
Fig. 7-8. — *Micralcyonarites undatus* cent. nov. Holotype BX 7.  
Fig. 9-10. — *Micralcyonarites hystrix* Defl.-Rig. Holotype BX 8. Spécimen mince et translucide.  
Fig. 11-12. — *Micralcyonarites hystrix* Defl.-Rig. Paratype BX 8.  
Fig. 13-14. — *Neanthozoïtes* manip. nov. *elegans* cent. nov. Paratype BX 22. Spécimen de petite taille.  
Fig. 15-17. — *Neanthozoïtes elegans* cent. nov. Holotype AV 56.  
Fig. 18-19. — *Neanthozoïtes elegans* cent. nov. Paratype BX 3.

1-14 et 18-19 : Miocène moyen, Balcombien, Balcombe Bay, Victoria, Australie.

15-17 : Éocène moyen, Lutétien, Chaussy (Seine-et-Oise), France.

Les microphotographies des figures 13, 16, 18 ont été faites en lumière polarisée sans analyseur ; celle de la figure 15 en lumière naturelle, sans polariseur.

---



Alcyonaria (Favosites) 1-8

Alcyonaria 9-19

# MICRALCYONARITES ET NEANTHOZONTES

Muséum de la Ville de Paris







**Sclérites d'Alcyonaires  
et Neanthozoites.**

PLANCHE IV

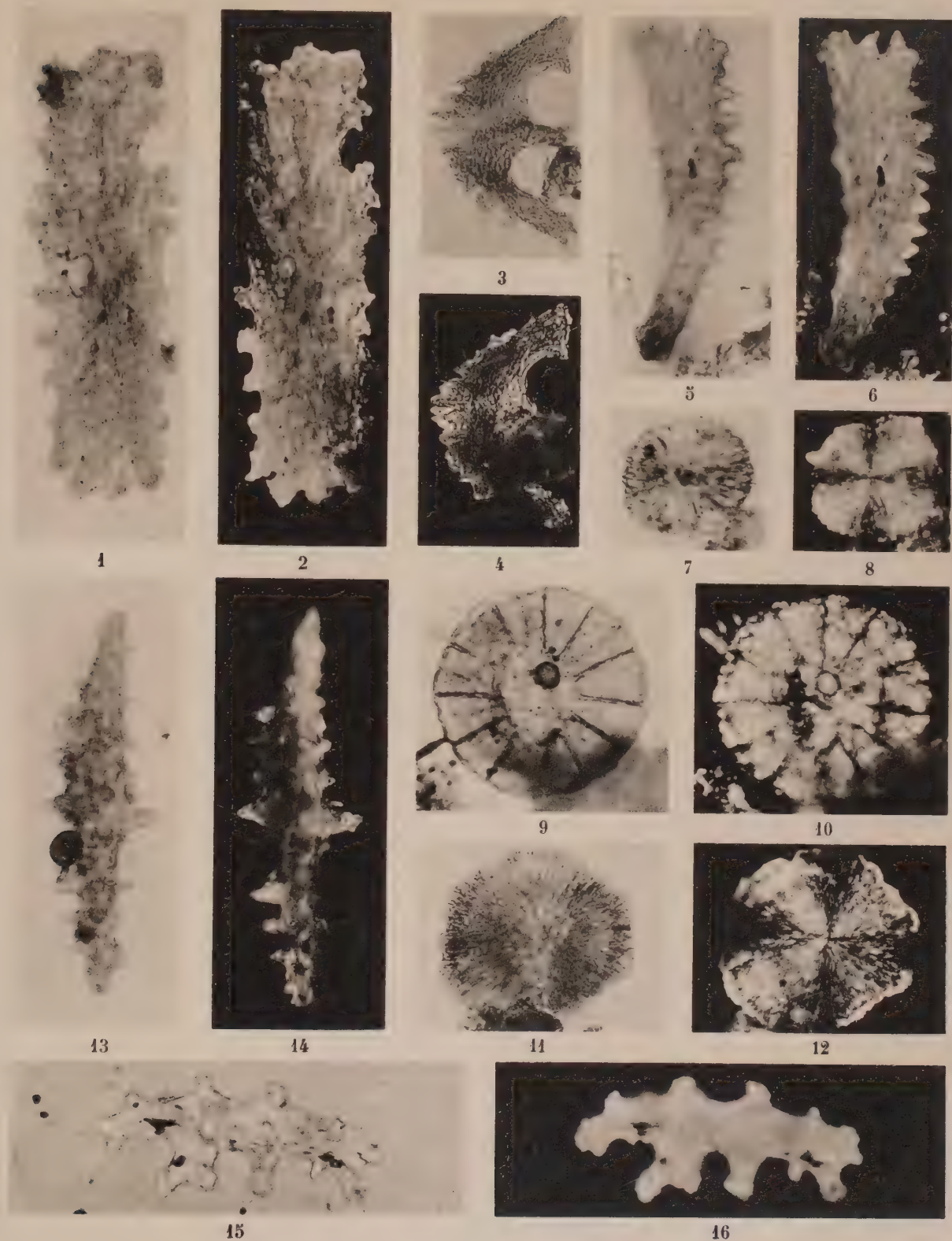
Toutes les figures  $\times 280$  environ, excepté 9-10 et 15-16  $\times 475$  environ.

- Fig. 1-2. — *Micralcyonarites laminosus* Defl.-Rig. Holotype BX 13.  
Fig. 3-4. — *Micralcyonarites tripes* Defl.-Rig. Holotype BX 7.  
Fig. 5-6. — *Micralcyonarites hystrix* Defl.-Rig. Paratype BX 9. Spécimen en vue latérale un peu oblique, montrant la disposition des tubercules sur la face convexe.  
Fig. 7-8. — *Neanthozoites elegans* cent. nov. Paratype AV 51. Spécimen à centre épaissi.  
Fig. 9-10. — *Neanthozoites arachnoidiscus* cent. nov. Holotype BX 9.  
Fig. 11-12. — *Neanthozoites fibratus* cent. nov. Holotype BX 6.  
Fig. 13-14. — *Micralcyonarites* cf. *gallicus* Defl.-Rig. Paratype BX 6.  
Fig. 15-16. — *Micralcyonarites pedigerus* Defl.-Rig. Holotype BX 6.

1-6 et 9-16 : Miocène moyen, Balcombien, Balcombe Bay, Victoria, Australie.

7-8 : Éocène moyen, Lutétien, Chaussy (Seine-et-Oise), France.

---



Microphotographies G. et M. Deflandre.

Phototypie Duval.

MICRALCYONARITES ET NEANTHOZOITES

Masson et Cie, Éditeurs.







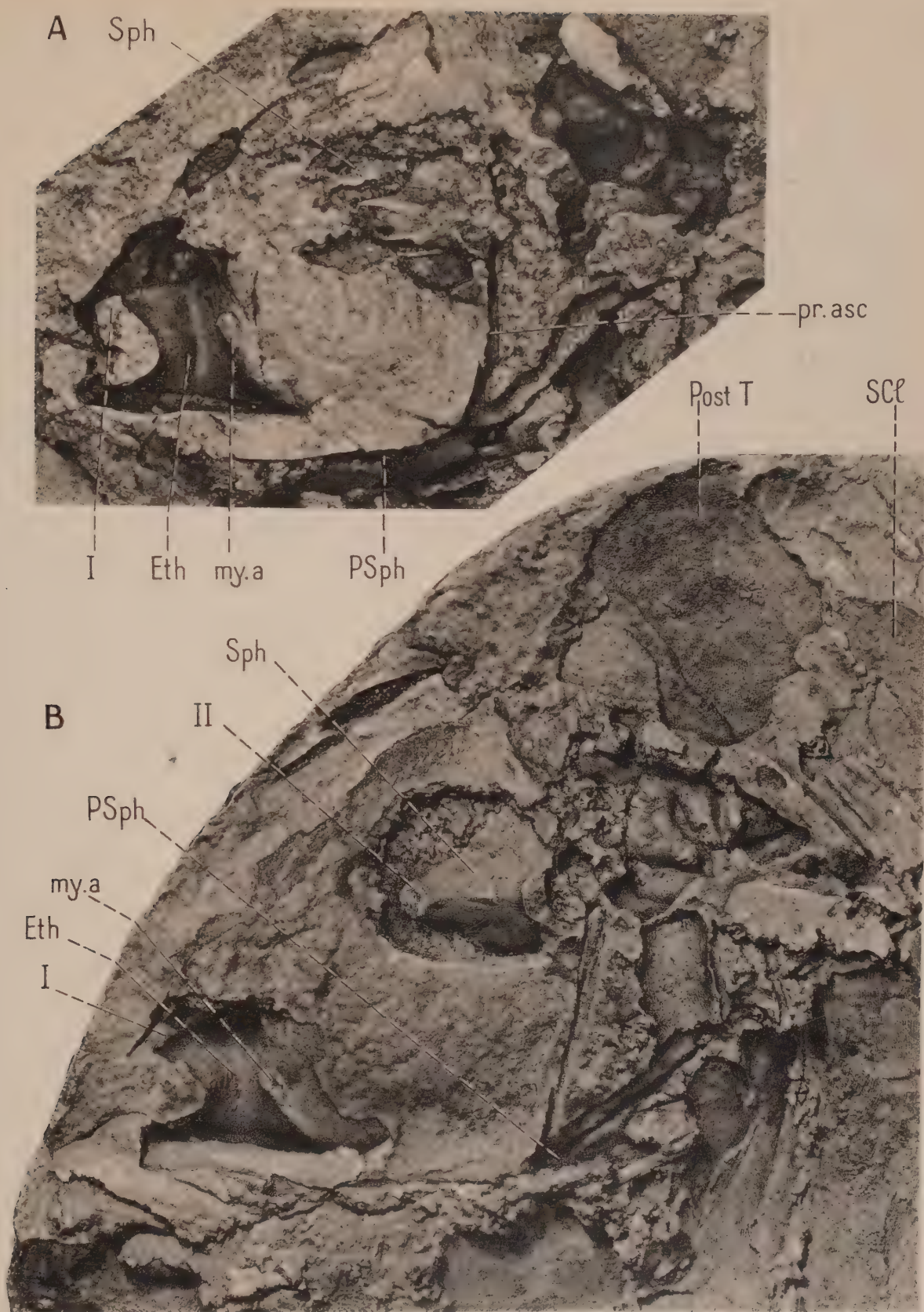
PLANCHE I.

A, B. *Ecrinesomus dixonii* : endocrâne : vue latérale ( $\times 8/3$ ).

*Eth*, ethmoïde ; *my. a*, myodome antérieur ; *Post T*, posttemporal ; *pr. asc*, processus ascendant du parasphénoïde ; *PSph*, parasphénoïde ; *SCL*, supracleithrum ; *Sph*, sphénoïde ; *I*, orifice de sortie du nerf olfactif ; *II*, orifice de sortie du nerf optique.

---





**ECRINESOMUS**

Phototypie Duval







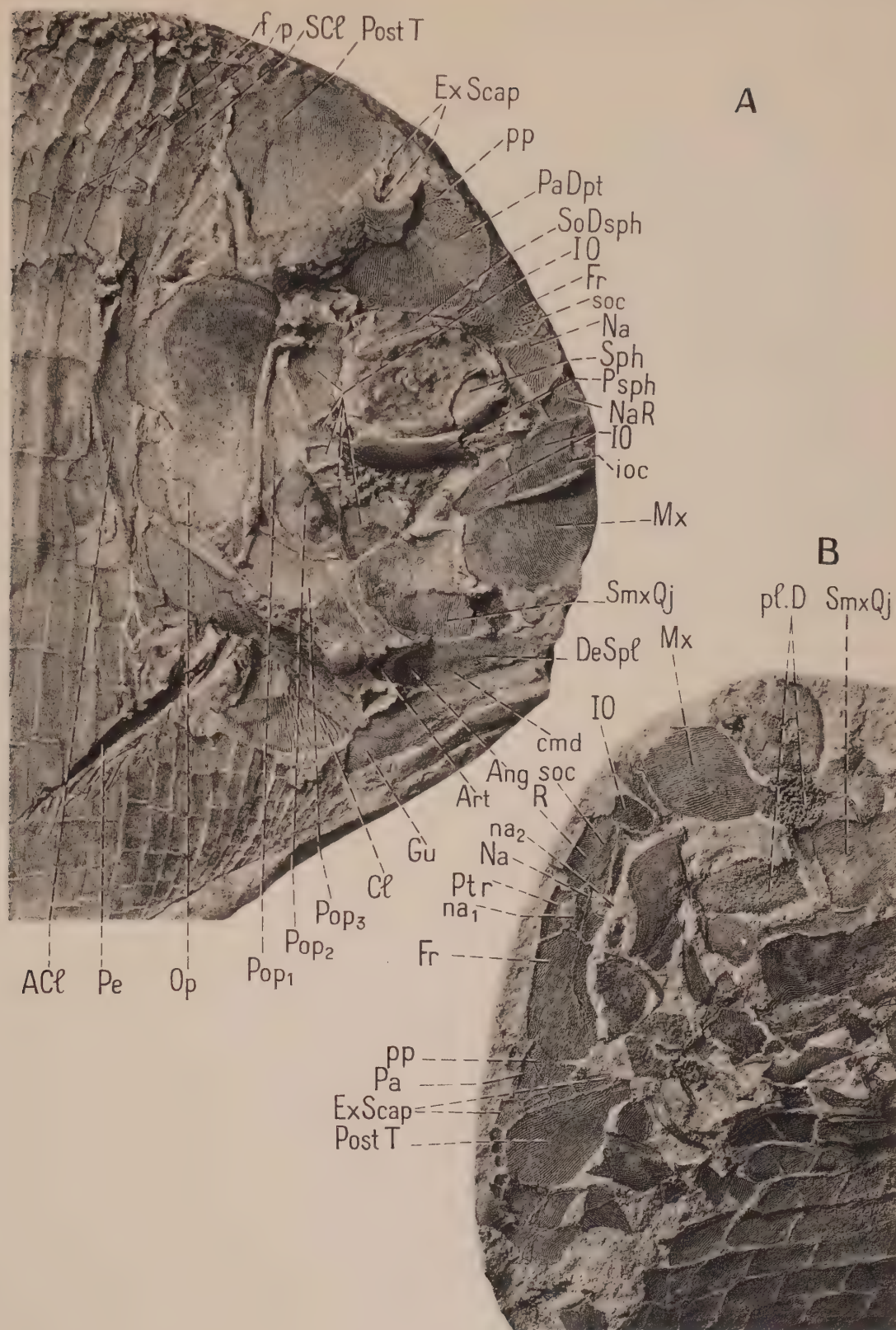
PLANCHE II.

A. *Ecrinesomus dixoni*: tête, vue latérale ( $\times 2$ ).

*ACl*, anocleithrum ; *Ang*, angulaire ; *Art*, articulaire ; *Cl*, cleithrum ; *c md*, canal mandibulaire ; *DeSpl*, dentalosplénial ; *ExScap*, extrascapulaire ; *f*, pore sensoriel en forme de fente ; *Fr*, frontal ; *Gu*, gulaire ; *IO*, infraorbitaire ; *ioc*, canal infraorbitaire ; *Mx*, maxillaire ; *Na*, nasal ; *NaR*, nasorostral ; *Op*, opercule ; *p*, pore sensoriel arrondi ; *PaDpt*, pariétodermoptérotique ; *Pe*, nageoire pectorale ; *POp<sub>1</sub>*, *POp<sub>2</sub>*, *POp<sub>3</sub>*, préopercule (supérieur, moyen et inférieur respectivement) ; *Post T*, posttemporal ; *pp*, pit line postérieure du pariétal ; *PSph*, parasphénoïde ; *SCL*, supracleithrum ; *Smx Qj*, supramaxilloquadratojugal ; *soc*, canal supraorbitaire ; *So Dsph*, supraorbitodermosphénotique ; *Sph*, sphénoïde.

B. *Bobasatrania mahavavica*: toit cranien et joue ( $\times 2$ ).

*Ex Scap*, extrascapulaire ; *Fr*, frontal ; *IO*, infraorbitaire ; *Na*, nasal ; *na<sub>1</sub>*, narine antérieure ; *na<sub>2</sub>*, narine postérieure ; *Op*, opercule ; *Pa*, pariétal ; *pl. D*, plaque dentée ; *Post T*, posttemporal ; *pp*, pit line postérieure du pariétal ; *Ptr*, postrostral ; *R*, rostral ; *Smx Qj*, supramaxilloquadratojugal ; *soc*, canal supraorbitaire.



Phototypie Duval.

ECRINESOMUS ET BOBASATRANIA







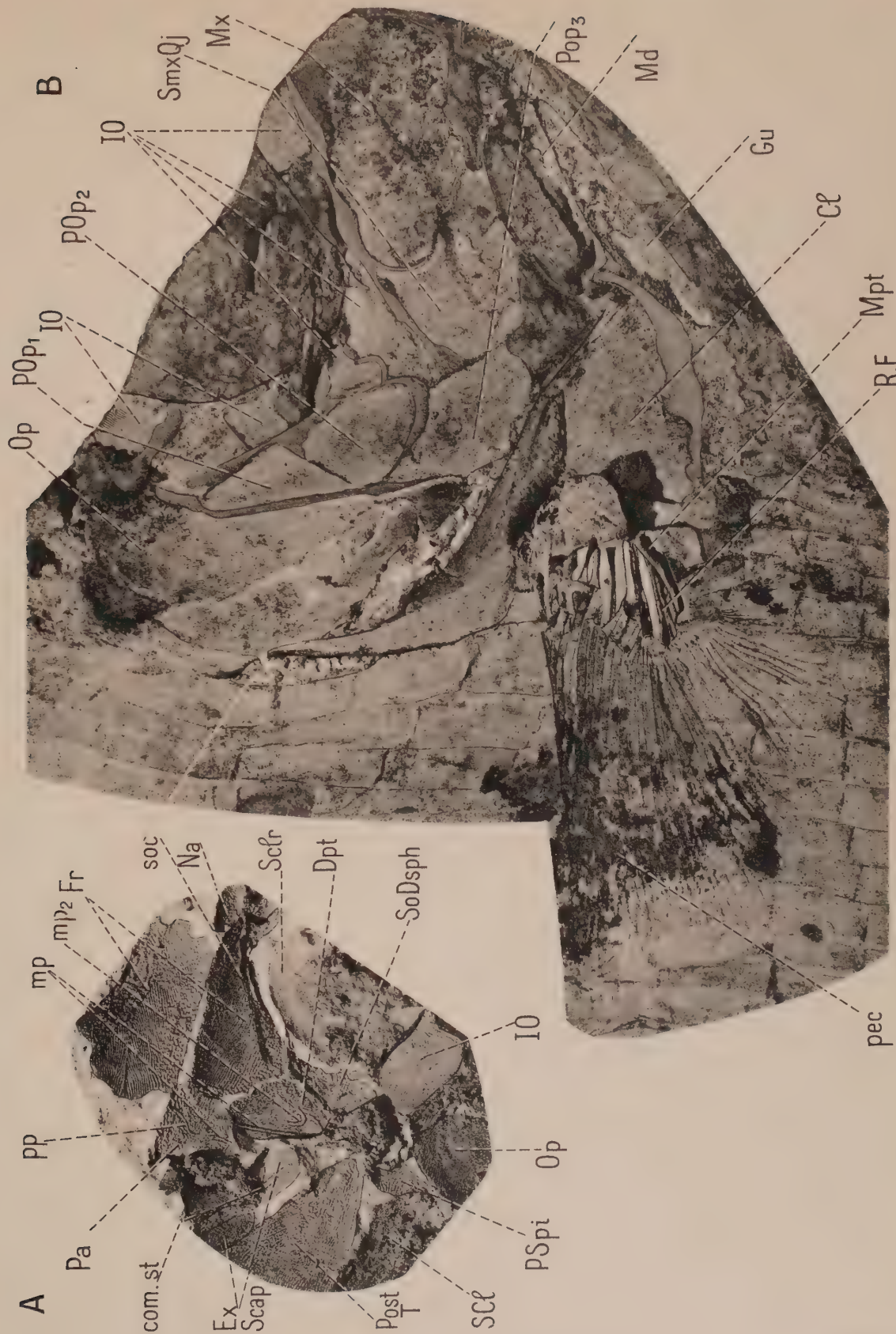
PLANCHE III

A. *Bobasatrania mahavavica*: détail du toit cranien ( $\times 2$ ).

*com. st*, commissure supratemporale; *Dpt*, dermoptérotique; *ExScap*, extrascapulaires; *Fr*, frontaux; *IO*, infraorbital; *mp*, pit line moyenne du toit cranien; *mp<sub>2</sub>*, pit line moyenne du toit cranien (partie parallèle à la précédente); *Na*, nasal; *Op*, opercule; *Pa*, pariétal; *PostT*, posttemporal; *pp*, pit line postérieure du toit cranien; *PSpi*, postspiraculaire; *SCL*, supra-cleithrum; *Sclr*, plaque sclérotique; *soc*, canal supraorbitaire; *SoDsph*, supraorbitodermosphénotique.

B. *Ecrinesomus dixonii*: tête et nageoire pectorale ( $\times 2$ ), d'après B. M. n° P 10 454.

*Cl*, cleithrum; *Gu*, gulaire; *IO*, infraorbitaux; *Md*, mandibule; *Mpt*, métaptérygium; *Mx*, maxillaire; *Op*, opercule; *pec*, nageoire pectorale; *POp<sub>1</sub>*, préopercule supérieur; *POp<sub>2</sub>*, préopercule moyen; *POp<sub>3</sub>*, préopercule inférieur; *R. E*, rayons endosquelettiques; *Smx Qj*, supra-maxilloquadratojugal.



BOBASATRANIA ET ECRINESOMUS

Phototypie Duval







PLANCHE IV.

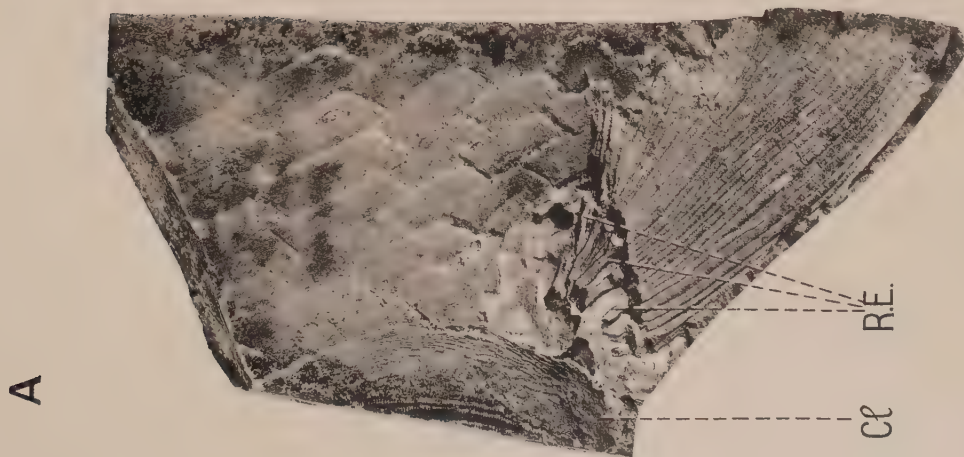
A. *Ecrinesomus dixonii* : nageoire pectorale ( $\times 4/3$ ).

*Cl*, cleithrum ; *R. E*, rayons endochondraux.

B. *Ecrinesomus dixonii* : nageoire anale ( $\times 4/3$ ).

---





ECRINESOMUS

Phototype Duval





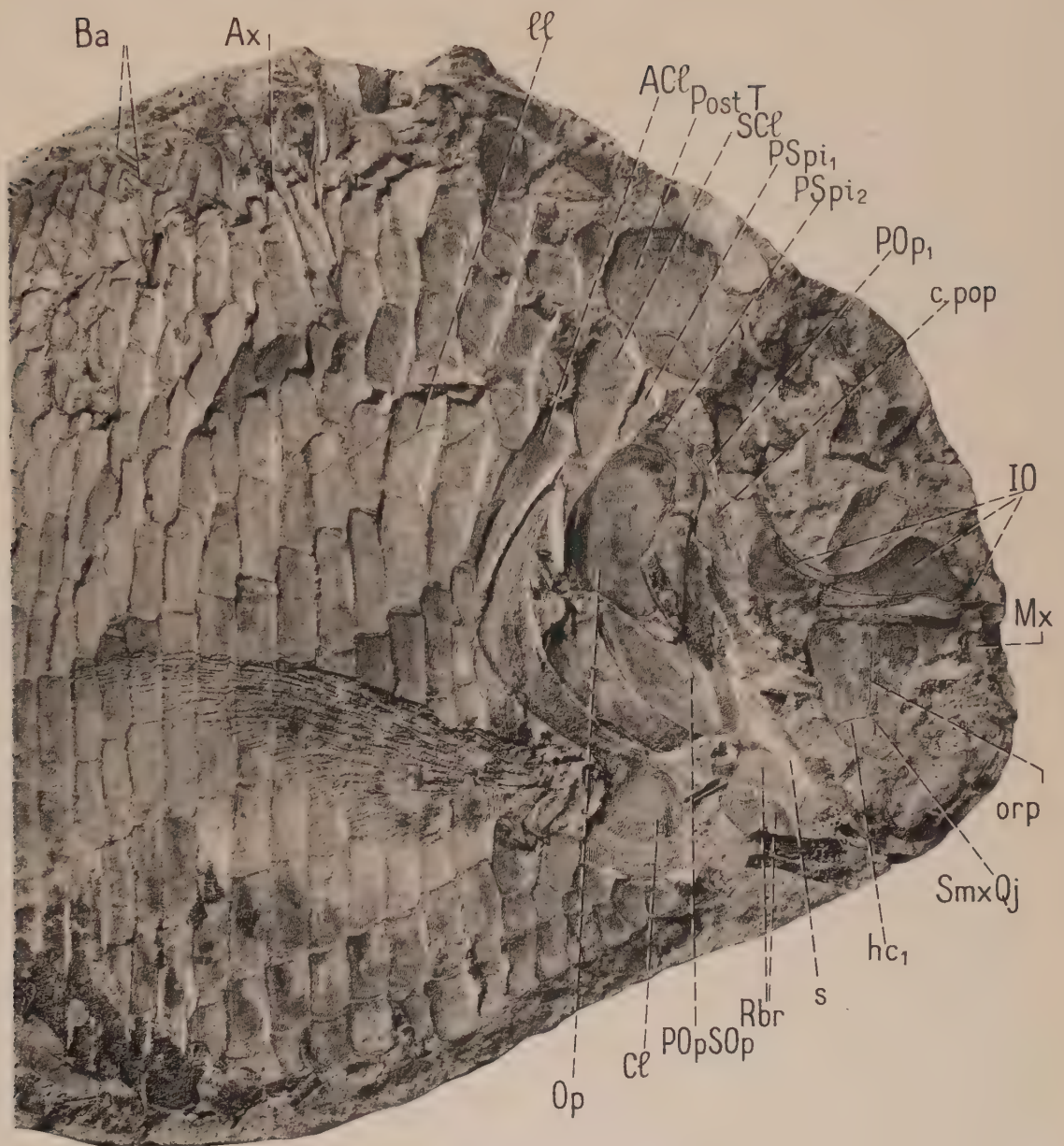


PLANCHE V

*Bobasatrania mahavavica* : vue latérale ( $\times 5/3$ ).

*ACL*, anocleithrum ; *Ax*, axonoste ; *Ba*, baséoste ; *Cl*, cleithrum ; *c. pop*, canal préoperculaire ; *IO*, infraorbitaire ; *hc*<sub>1</sub>, ligne sensorielle supramaxillaire ; *ll*, ligne latérale ; *Mx*, maxillaire ; *Op*, opercule ; *orp*, ligne sensorielle orale ; *POp*<sub>1</sub>, préopercule supérieur ; *s*, zone lisse à l'avant du préoperculosousopercule ; *POpSOp*, préoperculosousopercule ; *Post T*, posttemporal ; *PSpi*<sub>1</sub>, *PSpi*<sub>2</sub>, postspiraculaires ; *Rbr*, rayon branchiostège ; *SCL*, supracleithrum ; *Smx Qj*, supramaxilloquadratojugal.

---



Phototype Duval

**BOBASATRANIA**

*Masson et Cie, Éditeurs.*







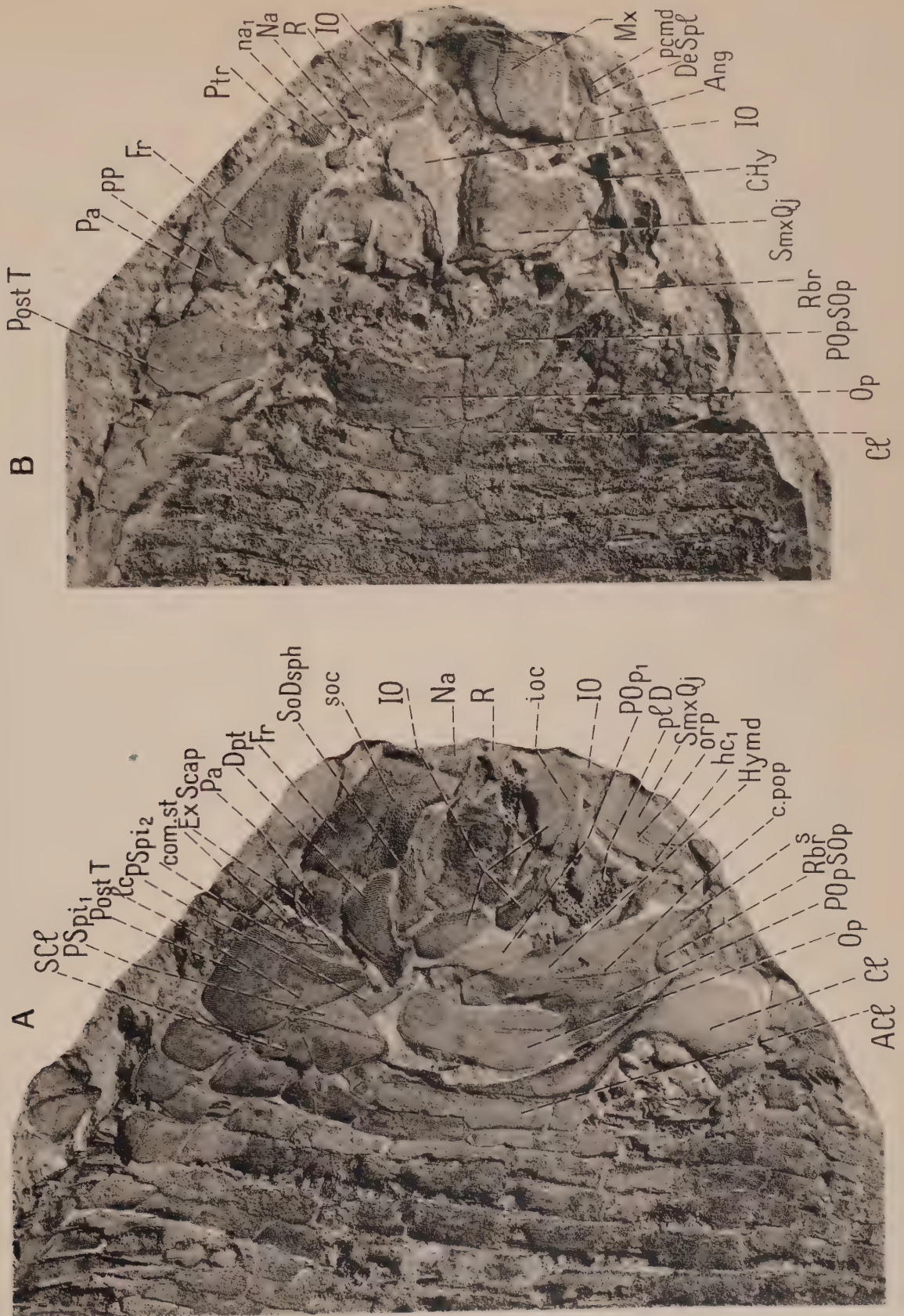
PLANCHE VI

A. *Bobasatrania mahavavica* : tête ; vue latérale ( $\times 2$ ).

*ACL*, anocleithrum ; *Cl*, cleithrum ; *com. st*, commissure supratemporale ; *c. pop*, canal préoperculaire ; *Dpt*, dermoptérotique ; *ExScap*, extrascapulaire ; *Fr*, frontal ; *hc*<sub>1</sub>, ligne sensorielle supramaxillaire ; *Hymd*, hyomandibulaire ; *IO*, infraorbitaire ; *ioc*, canal infraorbitaire ; *lc*, ligne latérale céphalique ; *Na*, nasal ; *Op*, opercule ; *orp*, ligne sensorielle orale ; *Pa*, pariétal ; *pl D*, plaque dentée ; *POp*<sub>1</sub>, préopercule supérieur ; *POpSOp*, préoperculosousopercule ; *Post T*, posttemporal ; *PSpi*<sub>1</sub>, *PSpi*<sub>2</sub>, postspiraculaires ; *R*, rostral ; *Rbr*, rayon branchiostège ; *s*, zone lisse du préoperculosousopercule ; *SCl*, supracleithrum ; *Smx Qj*, supramaxilloquadratojugal ; *soc*, canal supraorbitaire ; *SoDsph*, supraorbitodermosphénotique.

B. *Bobasatrania mahavavica* : tête ; vue latérale ( $\times 2$ ).

*Ang*, angulaire ; *CHy*, cératohyal ; *Cl*, cleithrum ; *DeSpl*, dentalosplénial ; *Fr*, frontal ; *IO*, infraorbitaire ; *Mx*, maxillaire ; *Na*, nasal ; *na*<sub>1</sub>, narine antérieure ; *Op*, opercule ; *Pa*, pariétal ; *p. cmd*, pore du canal mandibulaire ; *POpSop*, préoperculosousopercule ; *Post T*, posttemporal ; *pp*, pit line postérieure du pariétal ; *Ptr*, postrostral ; *R*, rostral ; *Rbr*, rayon branchiostège ; *Smx Qj*, supramaxilloquadratojugal.



Phototypie Duval

BOBASATRANIA







PLANCHE VII

A. *Bobasatrania mahavavica* : détail de la joue ( $\times 8/3$ ).

*Ang*, angulaire ; *CHy<sub>1</sub>*, cératohyal antérieur ; *DeSpl*, dentalosplénial ; *Hhy*, hypohyal ; *Mx*, maxillaire ; *Smx Qj*, supramaxilloquadratojugal.

B. *Bobasatrania mahavavica* : cleithrum ( $\times 8/3$ ) ; l'avant de l'os est vers la gauche.

C. *Bobasatrania mahavavica* : détail de la joue ( $\times 4$ ).

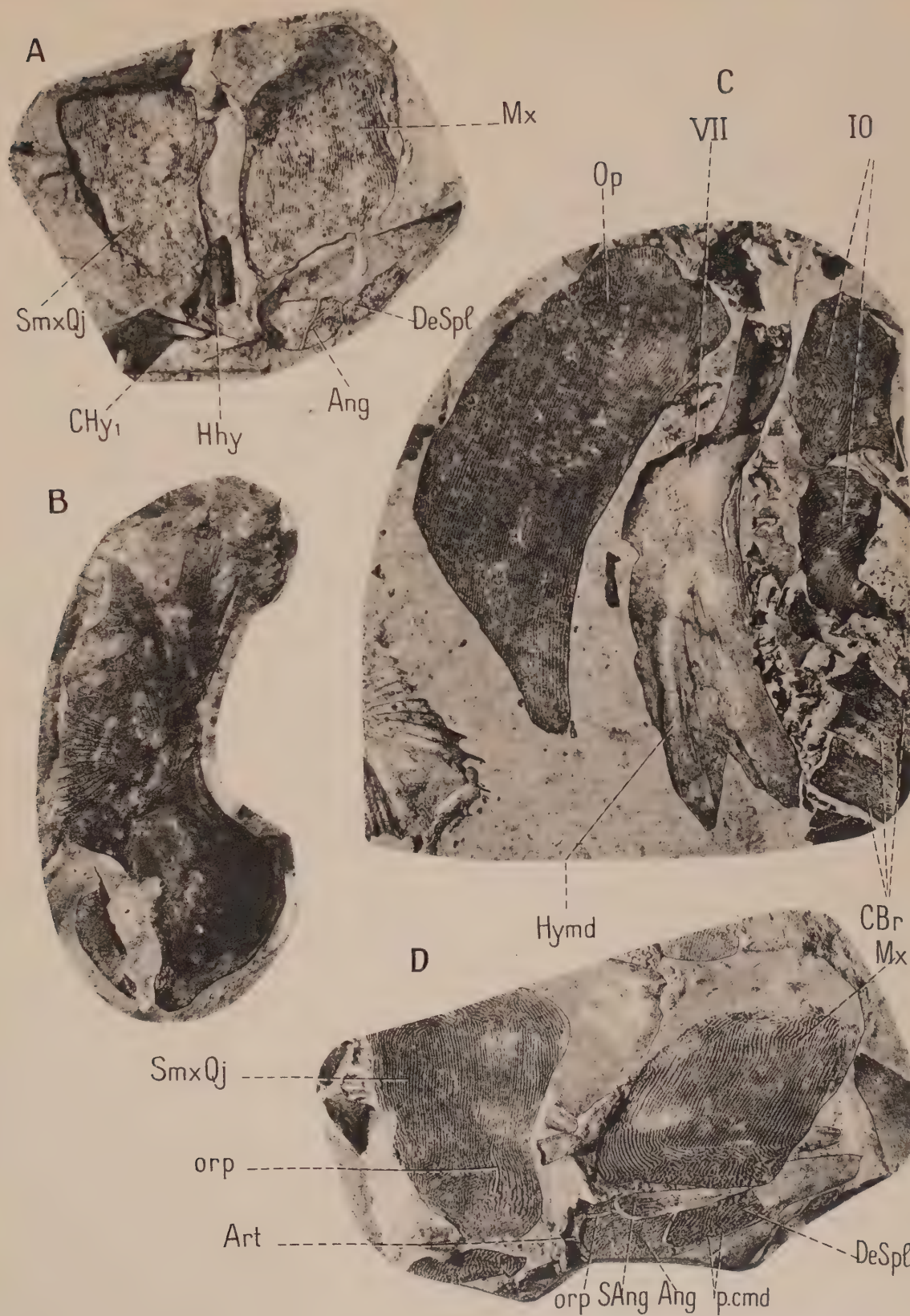
*CBr*, cératobranchiaux ; *IO*, infraorbitaux ; *Hymd*, hyomandibulaire ; *Op*, opercule ; *VII*, orifice du tronc hyoïdéomandibulaire du facial.

D. *Bobasatrania mahavavica* : détail de la joue ( $\times 10/3$ ).

*Ang*, angulaire ; *Art*, articulaire ; *DeSpl*, dentalosplénial ; *Mx*, maxillaire ; *orp*, pit line orale ; *p. cmd*, pores du canal mandibulaire ; *Smx Qj*, supramaxilloquadratojugal.

---





Phototypie Duval.

**BOBASATRANIA**







PLANCHE VIII

A. *Bobasatrania mahavavica* : détail de la joue ( $\times 4$ ).

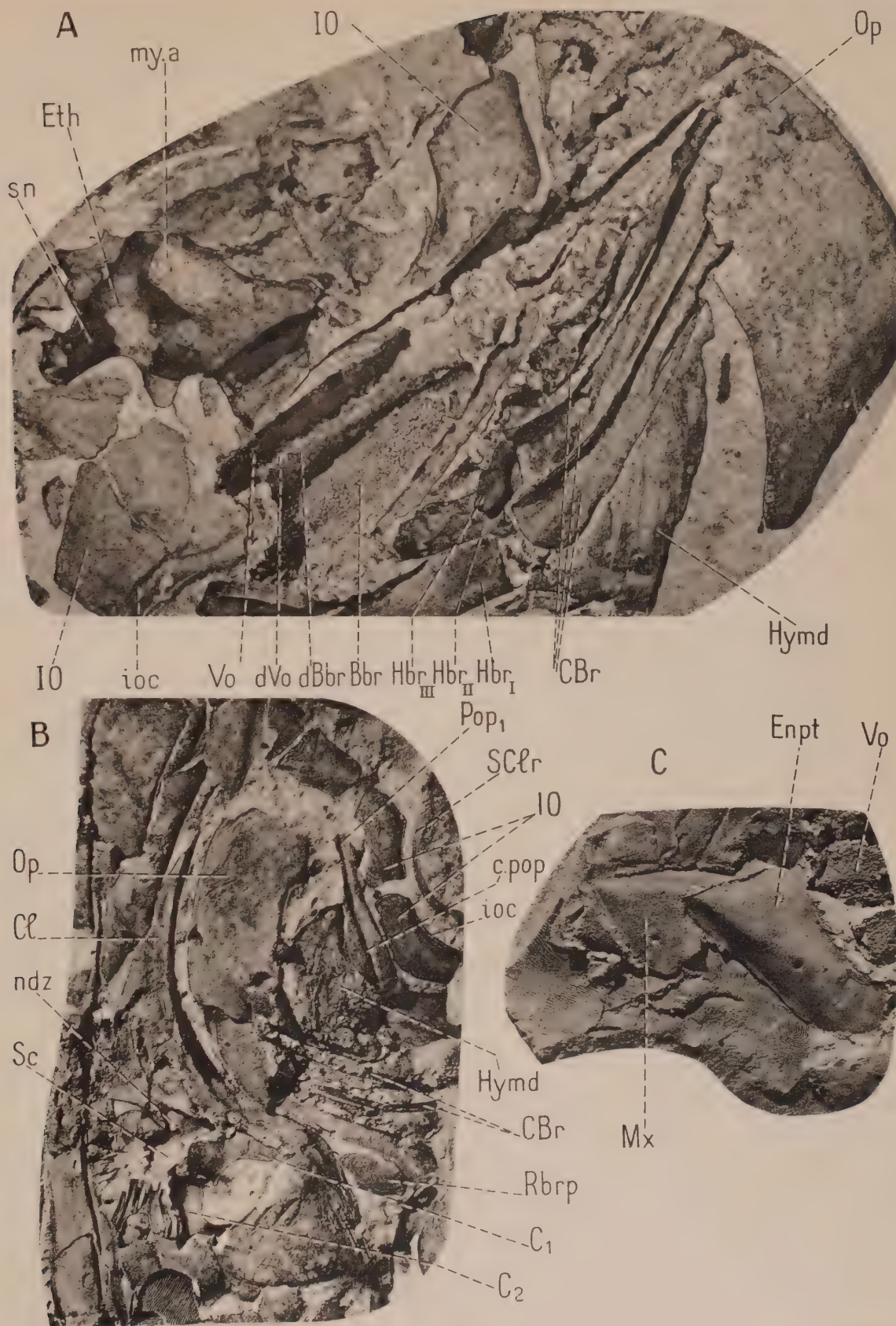
*Bbr*, plaque basibranchiale ; *CBr*, cératobranchiaux ; *d Bbr*, dents de la plaque basibranchiale ; *dVo*, dents vomériennes ; *Eth*, région orbitoethmoïdienne de l'endocrâne ; *HBr<sub>I</sub>*, *HBr<sub>II</sub>*, *HBr<sub>III</sub>*, hypobranchiaux des arcs I, II, III ; *Hymd*, hyomandibulaire ; *IO*, infraorbital ; *ioc*, canal infraorbitaire ; *my.a*, myodome antérieur ; *Op*, opercule ; *sn*, vide à la place du septum nasi ; *Vo*, vomer.

B. *Bobasatrania mahavavica* : ceinture scapulaire et détail de la joue ( $\times 8/3$ ).

*C<sub>1</sub>*, partie antérieure du coracoïde ; *C<sub>2</sub>*, partie postérieure du coracoïde ; *CBr*, cératobranchial ; *Cl*, cleithrum ; *c. pop*, canal préoperculaire ; *Hymd*, hyomandibulaire ; *IO*, infraorbital ; *ioc*, canal infraorbitaire ; *ndz*, nerf diazonal ; *Op*, opercule ; *POp<sub>1</sub>*, préopercule supérieur ; *Rbrp*, rayon branchiostège postérieur ; *SCLr*, plaque sclérotique ; *Sc*, scapulaire.

C. *Bobasatrania mahavavica* : détail de la joue ( $\times 8/3$ ).

*Enpt*, entoptérygoïde ; *Mx*, maxillaire ; *Vo*, vomer.



BOBASATRANIA

Phototypie Duval







PLANCHE IX.

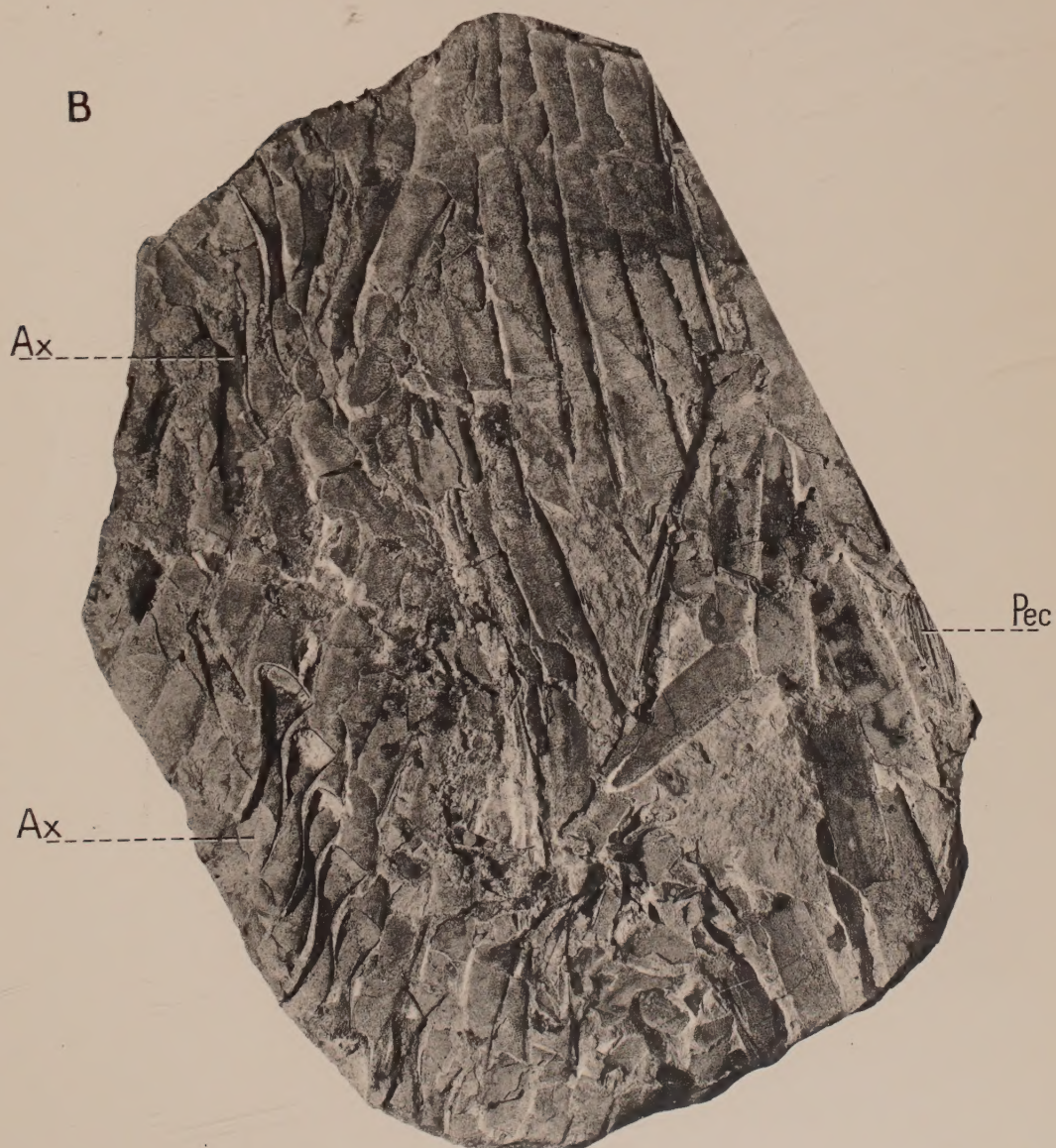
A. *Bobasatrania mahavavica* : partie de la colonne vertébrale ( $\times 10/3$ ).

*BD*, basidorsal ; *EN*, épine neurale ; *c*, côte antérieure d'une écaille.

B. *Bobasatrania mahavavica* : corps incomplet ( $\times 4/3$ ).

*Ax*, axonostes ; *Pec*, nageoire pectorale.

---



BOBASATRANIA

Phototypie Duval





# CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

PUBLICATIONS PÉRIODIQUES

18, rue Pierre-Curie, Paris (V°). — Tél. : ODÉON 10-01

---

## BULLETIN ANALYTIQUE DU C. N. R. S.

70 000 à 80 000 extraits par an. — 3 500 périodiques dépouillés.

PREMIÈRE PARTIE (*Sciences mathématiques, physiques, chimie*).

SECONDE PARTIE (*Sciences biologiques*).

Abonnement annuel : 3 000 francs par partie pour la France ; 4 000 francs pour les territoires d'outre-mer et l'étranger.

Tarif spécial pour les chercheurs du C. N. R. S. et les laboratoires universitaires.

---

## JOURNAL DES RECHERCHES DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

Revue trimestrielle publiant des articles de recherches faites dans les différents laboratoires du C. N. R. S.

Abonnement : 900 francs pour 6 numéros.

---

## ANNALES DE LA NUTRITION ET DE L'ALIMENTATION

Publiées sous l'égide du Centre national de coordination des Études et Recherches sur la nutrition et l'alimentation.

Revues bimestrielles synthétiques et critiques.

Abonnement annuel : 900 francs pour la France ; 1 000 francs pour l'étranger.

---

## ARCHIVES DES SCIENCES PHYSIOLOGIQUES

Publiées sous l'égide du Comité directeur des Sciences physiologiques.

Publient uniquement des travaux originaux, à l'exclusion de toute revue générale.

Elles paraissent par fascicules trimestriels de 125 à 150 pages chacun.

Abonnement annuel : 900 francs pour la France ; 1 000 francs pour l'étranger.

---

## PUBLICATIONS NON PÉRIODIQUES

EUSTACHE : La province alpine..... 375 fr.

---

MASSON et C<sup>ie</sup>, ÉDITEURS, 120, boulevard Saint-Germain, Paris (6°).

---

# TRAITÉ DE PALÉONTOLOGIE

publié sous la direction de

Jean PIVETEAU

Membre de l'Institut  
Professeur à la Sorbonne

Secrétaire de Rédaction : Colette DECHASEAUX, Maître de Recherches au C. N. R. S.

### Tomes parus :

TOME I. — *Les stades inférieurs d'organisation du règne animal*. Introduction. Généralités. Protistes. Spongiaires. Coelentérés. Bryozoaires. 1952. 732 pages, 1 194 fig., 29 pl. in texte, 10 pl. hors texte en phototypie, 16 tableaux ... Broché : 7 970 fr. Cartonné toile : 8 545 fr.

TOME II. — *Problèmes d'adaptation et de phylogénèse*. Brachiopodes. Chétognathes. Annélides. Mollusques. 1952. 790 pages, 828 figures, 27 planches in texte, 24 planches hors texte en phototypie ..... Broché : 8 640 fr. Cartonné toile : 9 310 fr.

TOME III. — *Les formes ultimes d'invertébrés*. Morphologie et évolution. Onychophores. Arthropodes. Échinodermes. Stomocordés. 1953. 1 064 pages, 1 275 figures, 17 planches in texte ..... Broché : 9 600 fr. Cartonné toile : 10 320 fr.

TOME V. — *La sortie des eaux. Naissance de la Tétrapodie. L'exubérance de la vie végétative. La conquête de l'air*. Amphibiens. Reptiles. Oiseaux. 1955. 1 114 pages, 979 figures, 7 planches ..... Broché : 12 000 fr. Cartonné toile : 12 800 fr.

### Paraîtront ensuite dans l'ordre suivant :

TOME VII. — *Vers la forme humaine. Le problème biologique de l'Homme. Les époques de l'Intelligence*.

TOME VI. — *L'origine des Mammifères et les aspects fondamentaux de leur évolution*.

TOME IV. — *L'origine des Vertébrés. Leur expansion dans les eaux douces et le milieu marin*.

---





---

*Published in France.*

---

6619-2-57. — Imp. CRÉTE Paris, Corbeil-Essonnes.